Über die Ursachen der Dorsiventralität der Sprosse von *Ficus pumila* und einiger anderer Pflanzen.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

DER

HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT DER UNIVERSITÄT LEIPZIG

VORGELEGT VON

OTTO TRÜLZSCH

AUS REICHENBACH I. VOGTL.

MIT 28 TEXTFIGUREN

Leipzig

Gebrüder Borntraeger

1914

Über die Ursachen der Dorsiventralität der Sprosse von *Ficus pumila* und einiger anderer Pflanzen.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

DER

HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT DER UNIVERSITÄT LEIPZIG

ACAD. LUGD. BAT. BIBL.

VORGELEGT VON

OTTO TRÜLZSCH
AUS REICHENBACH I. VOGTL.

MIT 28 TEXTFIGUREN

Leipzig
Gebrüder Borntraeger
1914

Angenommen von der III. Sektion auf Grund der Gutachten der Herren Pfeffer und Chun.

Leipzig, den 11. Dezember 1913.

Der Procancellar.
Kirchner.

Separatabdruck
aus den Jahrbüchern für wissenschaftliche Botanik, Band LIV, Heft 1.

Meinen lieben Eltern in Dankbarkeit gewidmet

Inhalt.

Seite

Einleitung 1

Spezieller Teil 2

Beschreibung des in den vertikalen Klettersprossen von *Ficus pumila* L. auftretenden exzentrischen Dickenwachstums 2

Die bisher erschienenen Arbeiten über das exzentrische Dickenwachstum vertikaler Achsen 6

Untersuchungen über die das exzentrische Dickenwachstum der Kletter-sprosse von *Ficus pumila* bedingenden Faktoren 8

Einfluß des Kontaktes 8

Einfluß der unilateralen Beleuchtung 9

Einfluß der horizontalen Lage 21

Einfluß der Zwangskrümmung 24

Einfluß kombinierter Reizungen 29

Erkennbare Bedingung für die vorzüglich in der Rinde der Rückenseite des kletternden Sprosses von *Ficus pumila* stattfindende Ausbildung von Sklerenchymzellen 34

Die das asymmetrische Dickenwachstum der Wurzeln von *Ficus pumila* hervorrufenden Faktoren 37

Anschließende Beobachtungen 40

Das exzentrische Dickenwachstum der Sprossen von

Hedera helix 40

Cissus antarctica Vent. 45

Arctostaphylos uva ursi 48

Ampelopsis radicantissima Koehne 48

Begonia fagifolia H. Berol. 52

Ricinus communis 53

Die morphologische Dorsiventralität der Klettersprossen von *Ficus pumila* 56

Die Heterauxese der Luftwurzeln 56

Die Blattasymmetrie 61

Die Anisophyllie der Sprosse 65

Zusammenstellung der Hauptresultate 68

Einleitung.

Es ist eine schon den alten Botanikern[1]) gut bekannte Tatsache, daß die holzigen Stämme vieler Kletterpflanzen mancherlei Abweichungen von dem gewöhnlichen anatomischen Bau des orthotropen Dikotylenstammes aufweisen; sei es, um nur einige Beispiele herauszugreifen, daß dieselben eine exzentrische Verlagerung des Markes zeigen (*Ficus*- und *Marcgravia*-Arten) oder ihren Holzkörper außerdem auf die mannigfaltigste Art zerklüften (*Bauhinia*-Arten). Wie alle Abweichungen eines Pflanzenorgans von der zunächst am häufigsten beobachteten Ausbildungsform desselben von jeher das besondere Interesse der Physiologen in Anspruch nahmen — glaubte man doch durch das Studium der Ursachen dieser offenbar mit den spezifischen Lebensverhältnissen zusammenhängenden Gestaltungsprozesse einen Einblick in die das gestaltende Wachstum ganz allgemein beherrschenden Gesetze zu erlangen —, so hat es auch nicht an Versuchen gefehlt, die Bedingungen für die eigen-

1) L. C. Treviranus, Über einige Arten anomalischer Holzbildung bei Dikotyledonen. Botan. Ztg., 1847, S. 398. — Albert Wigand, Einige Beispiele anomaler Bildung des Holzkörpers. Flora, 1856, S. 673. — Fritz Müller, Über das Holz einiger um Desterro wachsender Kletterpflanzen. Botan. Ztg., 1866, S. 57. — O. Warburg, Über Bau und Entwicklung des Holzes von *Caulotretus heterophyllus*. Botan. Ztg., 1883, S. 616. — Schenk, Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen, insbesondere der in Brasilien einheimischen Arten. Botan. Mitteilungen aus den Tropen. Herausgegeben von Schimper, Teil I und II.

artige Ausbildung mancher Lianenstämme ausfindig zu machen (s. S. 6). Allerdings haben die Studien vielfach zu zweifelsfreien Resultaten nicht geführt, und daher folgte Verfasser gern der Anregung seines hochverehrten Lehrers, des Herrn Geheimen Rates Prof. Dr. Pfeffer, eine weitere Untersuchung über jene Erscheinung vorzunehmen. Wenn dabei als Versuchsmaterial in erster Linie mehrere kletternde *Ficus*-Arten gewählt wurden, so geschah dies deshalb, weil sie von allen vorhandenen und zugänglichen Lianensprossen, die zur ersten Orientierung über den Gegenstand studiert wurden, am auffälligsten das Merkmal asymmetrischer Holzbildung erkennen ließen. Außerdem wachsen bei jenen Feigenarten auch die Wurzeln stark einseitig in die Dicke, so daß die Studien auch auf sie ausgedehnt werden konnten.

Spezieller Teil.

Beschreibung des in den vertikalen Klettersprossen von *Ficus pumila* L. auftretenden exzentrischen Dickenwachstums.

Der Querschnitt durch ein junges Internodium eines an einer Stütze vertikal emporkletternden Sprosses von *Ficus pumila*, in dem das Kambium seine Tätigkeit noch nicht begonnen hat, zeigt ringsum eine völlig gleichmäßige Entwicklung des Holzes und des Bastes. Diese allseits gleichartige Ausbildung der Holz- und Bastzellen hört aber mit Eintritt des sekundären Dickenwachstums auf. Mit diesem beginnen die Holzzellen auf der der Stütze abgewandten Flanke[1]) ihre Membranen auffällig zu verdicken. Gleichzeitig nehmen die entsprechenden Zellen der Bauchseite, ihre Wandungen nur wenig mehr verstärkend, gegenüber den über eine relativ geringe Größe nicht hinauskommenden Zellen der Gegenflanke deutlich an Ausdehnung zu.

Zu diesen zunächst in die Augen springenden Unterschieden der beiden Gegenseiten gesellt sich kurz nach begonnener Kambiumtätigkeit ein dritter, der darin besteht, daß auf der Bauchflanke allmählich mehr Holzzellen entstehen als ihr gegenüber. Dabei wird die Ventralseite durchgehends reicher an Gefäßen als die

1) Diese sei im folgenden als Rückenseite im Gegensatz zu der die Haftwurzeln tragenden Bauchseite, die normalerweise immer dem Substrat zugekehrt ist, bezeichnet.

Dorsalhälfte. Schließlich ist die Bildung von Holzzellen auf der Rückenseite fast ganz sistiert, und nur die Bauchflanke fährt fort, beträchtliche Mengen ihrer großen, weitlumigen und dünnwandigen Holzzellen zu entwickeln (s. Fig. 1). In keinem der zahlreichen untersuchten Vertikalsprossen von *Ficus pumila* besaßen die Holzzellen der der Stütze zugekehrten Hälfte die dickeren Membranen, wie dies Schlicke[1]) mitteilt. Es ergab, um die eben beschriebenen Verhältnisse mit einem Protokoll zu belegen, die von der Endknospe nach den älteren Teilen eines kletternden Vertikalsprosses fortschreitende anatomische Untersuchung folgendes Bild:

Querschnitte bis zum basalen Ende des ersten Internodiums; es ist kein Kambiumring vorhanden; Holz und Bast sind ringsum

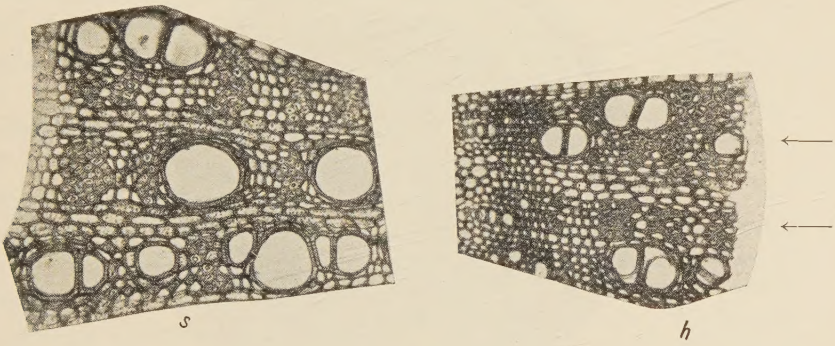

Fig. 1.

Teile des Holzkörpers eines der Natur entnommenen vertikalen Klettersprosses von *Ficus pumila; h* aus der beleuchteten, *s* aus der gegenüberliegenden dunkleren Hälfte. Die Pfeile deuten die Beleuchtungsrichtung an. Vergr. 190. Aus Fig. 2.

völlig gleichmäßig ausgebildet. Querschnitt durch die Mitte des folgenden Internodiums; die Kambialtätigkeit hat begonnen. Die Durchmesser gleichaltriger Holzzellen auf Bauch- und Rückenseite verhalten sich wie 2 : 1, deren Wanddicken wie 1 : 2,5. Auf der Dorsalflanke sind 5, auf der Gegenseite 6 Zellreihen sekundäres Holz vorhanden. Die Zahlenangaben bedeuten Durchschnittswerte aus einer Anzahl Messungen und Zählungen, die an opponierten Stellen der beiden Seiten vorgenommen wurden.

Querschnitt durch die Mitte des folgenden Internodiums; die gleichaltrigen Zellen zeigen bezüglich ihrer Wanddicke und Größe

1) Artur Schlicke, Die dorsiventrale Ausbildung niederliegender Sprosse und ihre Abhängigkeit von äußeren Einflüssen. Dissertation, Berlin 1908, S. 7.

ein von oben nicht wesentlich abweichendes Verhalten. Auf der Rückenflanke sind 6, auf der Gegenseite 9 Reihen Holzzellen vorhanden.

Weiterhin wurden gezählt an Holzzellen:

in der Mitte des	6.	Internodiums	auf der	Ventralseite	14,	auf der	Dorsalflanke	6	Reihen
„ „ „ „	10.	„	„	„	19,	„	„	7	„
„ „ „ „	12.	„	„	„	23,	„	„	10	„
„ „ „ „	16.	„	„	„	32,	„	„	10	„

Vom 16. Internodium an war die Bildung von Holzzellen fast ausschließlich auf die Bauchseite beschränkt. Eine derartig einseitig

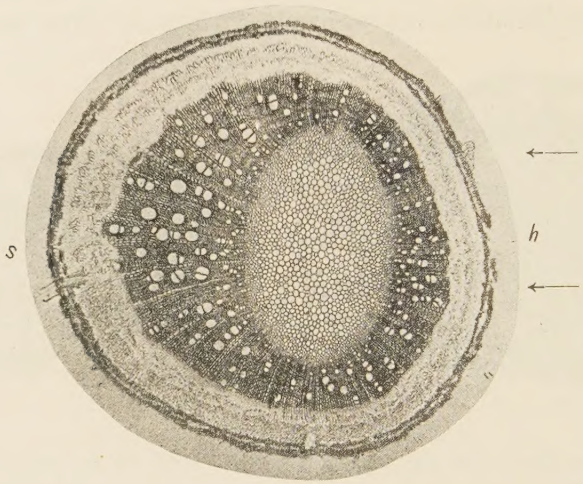

Fig. 2.
Querschnitt durch einen einjährigen der Natur entnommenen vertikalen Kletterspross von *Ficus pumila*. Die Beleuchtungsrichtung ist durch die Pfeile angedeutet. Also s = die der Stütze zugekehrte dunklere, h = die ihr gegenüberliegende freie, hellere Stengelhälfte. Vergr. 40.

gesteigerte Zellvermehrung muß natürlich eine starke Exzentrizität des Holzkörpers zur Folge haben (s. Fig. 2).

Es sei noch hinzugefügt, daß das Größenverhältnis der definitiv ausgewachsenen Holzzellen der Bauch- und Rückenflanke, von den ältesten zu den jüngeren fortschreitend, sich stetig mehr zu Ungunsten derer der Rückenseite verschieben muß; denn den mit zunehmender Entfernung vom Mark nach außen größer werdenden Zellen der Ventralhälfte stehen auf der Rückenflanke, infolge der

dort fast völlig sistierten Holzbildung[1]), ja immer nur dieselben wenigen und älteren Zellen gegenüber.

Wie die Holzzellen, so sind nach begonnener Kambiumtätigkeit auch die Bastzellen auf der Bauchseite größer und zahlreicher vorhanden als auf der Gegenflanke, wobei jedoch die Differenzen geringer sind als bei ersteren. Sehr auffällig sind aber die Unterschiede hinsichtlich der Membrandicke der Bastzellen. Auf der der Stütze zugekehrten Hälfte weisen sie mächtige Verdickungsschichten auf, die ihr Lumen fast zum Schwinden verengen, während sie ihr gegenüber nur schwach verdickte Wände besitzen (s. Fig. 3). Ferner bleiben bei mit Phloroglucin-Salzsäure behandelten Schnitten die Bastzellenwände der Bauchseite weiß, während sich auf der Lichtflanke ihre äußerste Schicht schön rosa färbt; die übrige Verdickungsmasse bleibt aber auch hier ungefärbt.

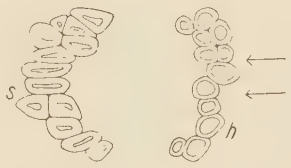

Fig. 3.
Vertikaler Kletterspross von *Ficus pumila*. Bastbündel aus Fig. 2; *s* aus der dunkleren, *h* aus der helleren Seite. Die Pfeile deuten die Beleuchtungsrichtung an. Vergr. 320.

An der äußeren Grenze des Phloëms sammeln sich die Bastzellen zu Gruppen, die sich auf der Ventralflanke eng zusammenschließen und Sichelform annehmen, während sie auf der Gegenseite losere, tangential gestreckte Bündel darstellen, die oft von parenchymatischen Zellreihen durchbrochen werden.

Im Gegensatz zu den Holzzellen, bei denen die Membranen anf beiden Flanken ihre ursprüngliche Dicke fast unverändert beibehalten, gleichen sich bei den Bastzellen die Differenzen in der Wandstärke mit zunehmendem Alter fast ganz aus, indem auch die der Dorsalflanke allmählich (zwischen dem 11.—15. Internodium) mächtige Verdickungsschichten entwickeln.

Wird schon durch die Verschiedenheit in Holz und Bast eine auffallende anatomische Dorsiventralität der Sprossen bedingt, so wird diese mitunter noch dadurch verstärkt, daß auf der Rückenseite in der äußersten Partie der Rinde stark verdickte Sklerenchymzellen auftreten, die hier einen nahezu kontinuierlichen, oft

---

1) Nach Strasburger findet bei *Ficus stipulata* Thunbg. = *Ficus pumila* L. auf der der Stütze abgewandten Stengelseite die erhöhte Zellvermehrung statt. Es handelt sich bei dieser Angabe wohl nur um ein Versehen. — Strasburger, Über den Bau und die Verrichtung der Leitungsbahnen in den Pflanzen, 1891, S. 206.

aus 2 Zellreihen bestehenden Halbring bilden, während sie auf der Bauchseite gar nicht oder nur vereinzelt gefunden werden.

Eine differente Ausbildung des Korkes indessen, wie sie Douliot[1]) beispielsweise an unter ungleichen Beleuchtungsverhältnissen stehenden Bäumen beobachtete, wobei die intensiver beleuchtete Flanke als Schutzmittel gegen zu starke Transpiration mehr und dickwandigere Korkzellen aufwies, konnte in den Stengeln von *Ficus pumila* nicht festgestellt werden. Nach Schlicke[2]) allerdings sollen die Korkzellen daselbst auf der Bauchseite sowohl hinsichtlich ihrer Zahl als auch ihrer Größe gefördert sein.

Ferner konnten auch im Rindenparenchym und Kollenchym der Dorsal- und ihrer Gegenflanke konstante Differenzen in der Größe oder Wanddicke der Zellen nicht wahrgenommen werden.

Wie soeben für *Ficus pumila* beschrieben, liegen die Verhältnisse auch bei *Ficus scandens* und *Ficus barbata*. Unwesentliche Abweichungen finden sich natürlich vor. So pflegt bei *Ficus barbata* der Unterschied in der Membrandicke der Holzzellen der Bauch- und Rückenseite nicht so groß zu sein wie bei *Ficus pumila*, auch erreicht hier, wie auch bei *Ficus scandens*, die Exzentrizität des Holzkörpers nicht den für die Stengel von *Ficus pumila* geschilderten Grad.

Die bisher erschienenen Arbeiten über das exzentrische Dickenwachstum vertikaler Achsen.

Untersuchungen über die die Exzentrizität verholzter Achsen veranlassenden Ursachen sind, seitdem C. Schimper[3]) die allgemeine Aufmerksamkeit auf diese Erscheinung gelenkt hat, von zahlreichen Forschern angestellt worden. Zum weitaus größten Teil betreffen sie jedoch die asymmetrischen Holzkörper plagiotroper Seitenäste, deren gemeinsame vertikale Stammachse allseitig radiäre Anordnung der Gewebe zeigt, und suchen die mit der Schiefstellung der Äste einseitige Einwirkung der Schwerkraft als bedingenden Faktor experimentell nachzuweisen (s. S. 21). Dagegen finden sich in der Literatur bedeutend weniger Mitteilungen über solche verholzte Achsen, die in Analogie mit den eben beschriebenen

1) Douliot, Recherches sur le périderme. Journal de Botanique, Tome III, 1889, p. 37.

2) Schlicke, a. a. O., S. 8.

3) C. Schimper, Bericht d. Naturforscher-Versammlung in Göttingen, 1854, S. 87.

Ficus-Sprossen die asymmetrische Gewebebildung auch bei vertikaler Stellung beibehalten.

Die ersten Angaben über das Auftreten unregelmäßig geformter Holzkörper in vertikalen Stämmen überhaupt stammen nach Kny[1]) von Buffon und Duhamel[2]), die eine auf den verschieden ausgebildeten Flanken ungleiche Verteilung und Entwicklung der Wurzeln und Äste in den von ihnen beobachteten Fällen dafür verantwortlich machen.

Ihre Angaben werden von Mer[3]) bestätigt, der aber gleichzeitig in der mit einer intensiven Sonnenstrahlung zusammenhängenden beträchtlichen Erwärmung der Stämme einen weiteren Asymmetrie hervorrufenden Faktor sieht; dann nämlich, wenn eine derartige Bestrahlung nur einseitig stattfindet und infolgedessen das Dickenwachstum auch nur auf dieser Flanke hemmt.

Treviranus[4]) macht auf die exzentrische Verlagerung des Markes in den Sprossen von *Begonia hirtella* aufmerksam und läßt sie entstehen durch „eine äußere Ursache, die auf das Bildungsprinzip einwirkt", ohne indessen über jene Ursache etwas aussagen zu können.

Unabhängig von äußeren Agentien, sondern nach einem „spezifischen Bildungstrieb" erfolgt nach Wigand[5]) das ungleichmäßige Dickenwachstum der Stämme vieler tropischer Pflanzen, und in gleicher Weise macht Wiesner[6]) für die anatomische Dorsiventralität solcher Seitenäste, die sie auch bei vertikaler Stellung beibehalten, innere Einflüsse geltend.

Innere Ursachen sind es auch, die nach Kny[7]) das asymmetrische Dickenwachstum in den Sprossen von *Begonia scandens* hervorrufen.

Schließlich finden sich in der Literatur auch einige Angaben, die sich mit der Ausbildung unregelmäßig gestalteter Holzkörper bei der Gattung *Ficus* selbst beschäftigen. So ist diese Erschei-

---

1) Kny, Über das Dickenwachstum des Holzkörpers in seiner Abhängigkeit von äußeren Einflüssen, 1882, Einleitung.

2) Duhamel, Physiques des arbres, 1758.

3) E. Mer, De l'influence de l'exposition sur le développement des couches annuelles dans les sapins. Journal de Botan., 1888, p. 165; Influence de l'exposition sur l'accroissement de l'écorce des sapins. Journal de Botan., 1889, p. 52.

4) Treviranus, a. a. O.

5) Wigand, a. a. O.

6) Wiesner, Über Trophien nebst Bemerkungen über Anisophyllie. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges, 1895, S. 481. Ferner die daselbst genannten anderen Arbeiten Wiesners.

7) Kny, a. a. O., S. 42.

nung bei *Ficus stipulata* nach Kny[1]) erblich überkommen und wird unabhängig von Außenfaktoren erreicht, und auch Schenk[2]) scheint diese Meinung zu haben.

Nach Massart[3]) dagegen ist bei den Sprossen von *Ficus repens* eine ungleiche Beleuchtung gegenüberliegender Flanken für das Zustandekommen des einseitig geförderten Dickenwachstums maßgebend.

Untersuchungen über die das exzentrische Dickenwachstum der Kletterssprosse von *Ficus pumila* bedingenden Faktoren.

Einfluß des Kontaktes.

Die mit ihren Haftwurzeln an den Stützen emporkletternden Sprosse weisen immer eine Förderung[4]) des Holzes und Bastes auf der der Stütze anliegenden Flanke auf. Es erhebt sich daher die notwendige Frage, ob vielleicht die zwischen Bauchseite und Stütze vorhandene Berührung als Ursache für das einseitig gesteigerte Dickenwachstum in Betracht kommt, sind ja doch durch Kontaktreiz veranlaßte Wachstumserscheinungen in der Pflanzenphysiologie gut bekannt[5]). Aber schon das Verhalten freiwachsender Versuchspflanzen, bei denen ein Berührungsreiz im Laufe ihrer ganzen Entwicklung ausgeschlossen war und die nichtsdestoweniger das Mark exzentrisch verlagerten, deutet darauf hin, daß der Kontakt nicht als entscheidendes Agens wirken kann. Die Richtigkeit dieses Schlusses wird zudem noch durch einen besonderen Versuch (s. S. 19) erhärtet.

Allerdings besteht ein Unterschied zwischen einem freiwachsenden und einem an einer Stütze angehefteten Stengel derart, daß ersterer einen ovalen bis kreisrunden, letzterer einen mehr elliptischen Querschnitt mit größerer Transversalachse besitzt. Diese abweichende Querschnittsform des angehefteten Triebes hat aber sicher eine rein mechanische Ursache und wird offenbar bedingt

1) Kny, a. a. O., S. 42.

2) Schenk, a. a. O., Teil I, S. 99.

3) Massart, Sur l'irritabilité des plantes supérieures. Mém. cour. par l'Acad. roy. de Belgique, 1902, p. 36.

4) Wo in der folgenden Arbeit von der Förderung einer Flanke die Rede ist, ist damit eine daselbst stattfindende Mehrbildung von Holz- und Bastzellen gemeint, ohne Rücksicht auf Größe und Wanddicke derselben.

5) Pfeffer, Pflanzen-Physiologie, II. Aufl., II. Bd., S. 426.

durch den mit zunehmender Dicke des Sprosses wachsenden Druck, den die Stütze gegen die ihr zugekehrte Seite des mit seinen Haftwurzeln fest und eng an sie angepreßten Stengels ausübt, solange dieser Druck nicht zur Deformation der Haftwurzeln führt. Da, wie wir später sehen werden (s. S. 19), bei Beleuchtung des Sprosses von vorn die Kambialtätigkeit in der Mitte der Bauchflanke am lebhaftesten ist, wird auch daselbst der Hemmungswiderstand der Stütze zuerst jenen Wert erreichen, bei dem die vom Kambium gebildeten Zellen sich nicht mehr direkt nach der Stütze zu ausbreiten, sondern nach den Orten geringer Pression seitlich ausweichen werden. Natürlich wird auch links und rechts der Mitte der Ventralflanke allmählich jener Widerstand der Stütze wirksam, so daß sich die Gefäßbündel immer mehr nach den Flanken zu ausbreiten. Dies aber hat einen elliptischen Querschnitt des Sprosses zur Folge.

Einfluß der unilateralen Beleuchtung.

Bei der Beobachtung der freiwachsenden Versuchspflanzen stellt man fest, daß dieselben ihre Sprosse, soweit diese ihr Längenwachstum noch nicht beendet haben, immer so richten, daß deren Rückenseite stärker belichtet ist als die bewurzelte Bauchflanke. Und wenn das ungleiche Dickenwachstum der Stengel nicht in der ganzen dorsiventralen Natur der Pflanze selbst begründet ist, könnte in dieser ungleichen Beleuchtung von Dorsal- und Gegenflanke, die der Kletterspross ja auch immer aufweist, vielleicht ein ursächliches Moment für sein Zustandekommen gegeben sein.

Um hierüber Klarheit zu geben, wurden die aus Stecklingen[1]) gezogenen Topfpflanzen von *Ficus pumila* so orientiert, daß nunmehr die Bauchseite des Stengels vom stärkeren Licht getroffen wurde, während die Rückenflanke nur wenig Licht empfing. Es wurden also gerade entgegengesetzte Beleuchtungsbedingungen geboten als in der Natur.

Natürlich mußten dabei Vorkehrungen getroffen werden, um die im wachstumsfähigen Sproßteil auftretende Torsion um seine Längsachse (s. oben), die den Endzweck hat, die frühere Stellung

1) Es sei bemerkt, daß die Versuche meist mit Stecklingspflanzen angestellt wurden, da infolge baulicher Änderungen, die während der Untersuchungen in den hiesigen Gewächshäusern zur Ausführung kamen, die Benutzung der mehrere Wände mit einer dichten, grünen Decke überziehenden Pflanzen an Ort und Stelle nur eine gewisse Zeitlang möglich war.

des Stengels zum Licht zu gewinnen, also die Rückenseite wieder dem intensiveren Licht zuzuwenden, zu verhindern. Es wurde dies, nachdem verschiedene Methoden ausprobiert worden waren, am besten in der Weise erreicht, daß der Versuchssproß, seine Dorsalflanke einer vertikal in die Topferde eingesteckten hölzernen Stütze zuwendend, an dieser auf die übliche Art aufgebunden wurde. Die noch torsionsfähigen Internodien aber wurden noch an mehreren Stellen mittels kleiner Wattebäuschchen an die Stütze leicht angedrückt und in dieser Lage von herumgelegten Baststreifen festgehalten. Dem Zuwachs entsprechend wurden die letzterwähnten Bindungen von Zeit zu Zeit weiter nach der Sproßspitze verschoben, während sie, um die bei zunehmender Dicke des Stengels auftretende Pression zu vermeiden, beseitigt wurden, sobald das Drehungsvermögen in der betreffenden Zone erloschen war. Um eine weitere Kontrolle zu bieten, daß trotz aller Vorsichtsmaßregeln nicht doch noch eine Torsion während des Experiments stattgefunden hatte, trug die im Versuch belichtete Sproßflanke feine, in kurzen Abständen übereinander angebrachte, auf einer Geraden liegende Tuschemarken.

Die Untersuchung der solchen Bedingungen unterworfenen Sprosse, die erstmalig nach neunwöchentlicher Versuchsdauer (15. Mai bis 21. Juli) vorgenommen wurde, in der diese durchschnittlich 14 bis 17 cm Neuzuwachs gebildet hatten, zeigte in der Tat eine Verschiebung der Gewebeasymmetrie derart, daß jetzt die im Versuch dunklere Flanke, also die vorher gehemmte Rückenseite des Stengels gefördert erschien. Und zwar erfolgt die Umkehrung der anatomischen Dorsiventralität, wie das Studium einzelner, den neuen Beleuchtungsverhältnissen verschieden lange Zeit ausgesetzter Stengel lehrte, in der folgenden Weise: Das Dickenwachstum des Sprosses wird zunächst auf die frühere Art fortgesetzt, so daß das erste und zweite im Experiment entstehende Internodium noch eine Förderung der jetzt stärker beleuchteten Bauchseite erfährt. Aber schon gegen das apikale Ende des zweiten und besonders im folgenden Internodium verschwinden allmählich die Unterschiede hinsichtlich der Zahl, Größe und Membrandicke der Holz- und Bastzellen auf den beiden gegenüberliegenden Flanken, und nachdem ein Stadium erreicht ist, auf dem überhaupt keine anatomischen Differenzen konstatiert werden können, zeigt der folgende Sproßteil eine Förderung der im Versuch dunkleren Hälfte, die nun weiterhin gleich mit Beginn des sekundären Dickenwachstums zum Ausdruck kommt.

Dabei entstehen auf der jetzt dunkleren Dorsalflanke nicht nur mehr, sondern auch bedeutend größere und dünnwandigere Holzzellen und größere, aber dickwandigere Bastzellen als ihr gegenüber; kurz, die der Stütze zugekehrte Stengelhälfte nimmt in anatomischer Hinsicht die Merkmale einer typischen Bauchseite, die ihr abgewandte Flanke die Eigenschaften einer Rückenseite an.

Aber nicht nur in dem während des Experiments gebildeten Neuzuwachs des Sprosses tritt eine Umkehrung der anatomischen Dorsiventralität ein, sondern sie vollzieht sich gleichzeitig damit im ganzen übrigen älteren Stengelteil (s. Fig. 4). Und da auch in diesem die Umkehrung eine vollständige ist, sich also wiederum

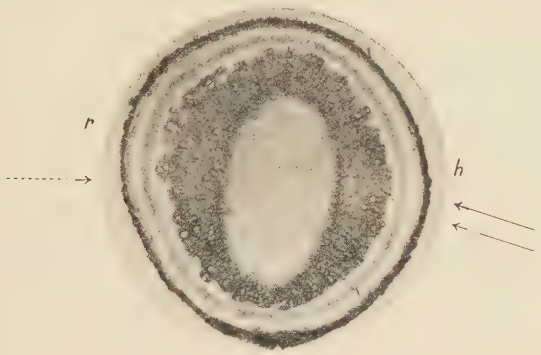

Fig. 4.

Querschnitt durch einen vertikalen, 8 Wochen lang von der Bauchseite her beleuchteten, bei Versuchsbeginn bereits anatomisch dorsiventralen Kletterspross von *Ficus pumila*. Die Pfeile deuten die Beleuchtungsrichtung während des Experiments an. Die ursprüngliche Beleuchtungsrichtung zeigt der punktierte Pfeil. Früher wurde der Stengel bei *h*, im Versuch aber bei *r* gefördert. Vergr. 29.

sowohl auf die Lebhaftigkeit der kambialen Teilungen, wie auch auf die besonderen Eigenschaften der auf der Ventral- und ihrer Gegenflanke vorhandenen Zellen erstreckt, so kommt es zwischen den Holzzellen, die bei Versuchsbeginn ihren Entwicklungsgang bereits vollzogen haben, und den im Experiment ausgebildeten zu einer deutlichen Grenze.

Diese Grenze ist besonders scharf ausgeprägt auf der im Versuch dunkleren Sproßhälfte, wo sich an das Mark zunächst kleine, dickwandige Holzzellen anschließen, deren Zahl natürlich je nach dem Alter des Sprosses bei Versuchsbeginn verschieden ist.

Auf diese folgen größere, dünnwandigere, die sodann zu den typischen weitlumigen und sehr dünnwandigen überleiten, die einer natürlichen Bauchseite eigen sind. Der Übergang von der einen Zellart zur anderen findet in ziemlich scharfem Sprunge statt unter Vermittlung nur weniger Zellen mediärer Ausbildungsweise, die sowohl unter der Einwirkung der im Versuch gebotenen, als auch unter dem nachwirkenden Einfluß der früheren Beleuchtungsverhältnisse entstanden sind (s. Fig. 5). Am meisten auffallend ist der Unterschied zwischen beiden Zellformen natürlich dann, wenn die im Experiment neu gebildeten Zellen zugleich Frühholzzellen sind[1]).

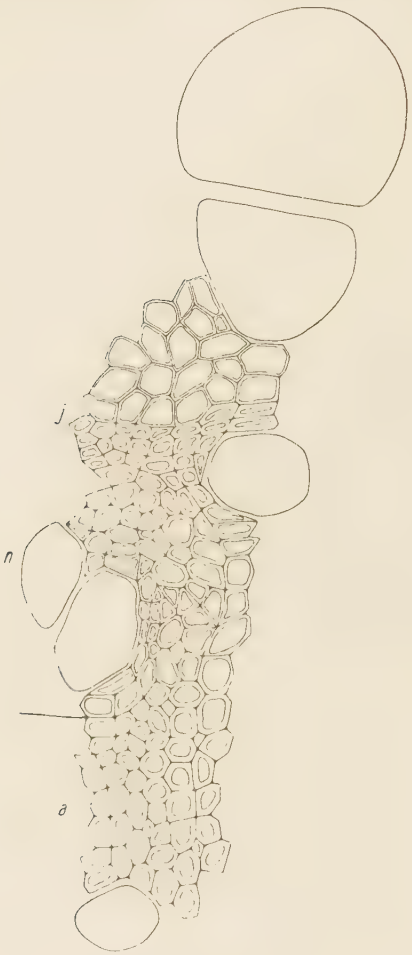

Fig. 5.
Stück des Holzkörpers aus der im Experiment dunkleren Dorsalseite eines von der Bauchflanke her einseitig beleuchteten, vertikalen, bei Versuchsbeginn bereits anatomisch dorsiventralen Klettersprosses von *Ficus barbata*; *a* = die vor, *n* = die nach Anfang des Experimentes entstandenen Zellen. Bei *j* = Jahresgrenze. Vergr. 425.

Auf der im Versuch intensiver beleuchteten Bauchseite liegen zuinnerst, dem Mark zugewandt, weitlumige, dünnwandige Holzzellen, an die sich solche anschließen, deren Durchmesser ab-, deren Membrandicke aber zunimmt. Indessen sind hier die Differenzen geringer als auf der eben beschriebenen Dorsalflanke. Es hängt dies damit zusammen, daß eine nennenswerte Neubildung von Holzzellen auf der im Experiment helleren Ventralseite nicht

1) Wenn auch infolge der immergrünen Belaubung die Jahresringe bei *Ficus pumila* nicht so scharf markiert sind wie bei den laubabwerfenden Pflanzen, treten sie doch noch deutlich in die Erscheinung.

stattfindet, so daß sich der Einfluß der neuen Beleuchtungsverhältnisse daselbst im wesentlichen nur auf die vorhandenen Zellen, soweit es deren Entwicklungszustand und die nachwirkende ursprüngliche Induktion noch zulassen, geltend machen kann (s. Fig. 6).

Im Bastteil der Bauch- und Rückenflanke konnten ähnliche Unterschiede, wie sie eben für den Holzkörper geschildert wurden, nicht festgestellt werden.

Bereits früher (s. S. 5) ist erwähnt worden, daß die Sprosse von *Ficus pumila* durch einseitige Sklerenchymbildung in der Rinde der Dorsalseite ausgezeichnet sind. Da dieselbe aber kein konstantes Merkmal aller Stengel, ferner auch nicht immer streng einseitig orientiert ist und schließlich bei den oben beschriebenen Umkehrversuchen auch eine Verschiebung derselben auf die entgegengesetzte Hälfte nicht immer und auch nicht eindeutig stattfand, so sind für das Auftreten jener Elemente offenbar andere Ursachen maßgebend als für das exzentrische Dickenwachstum der Triebe. Es soll hierauf noch einmal zurückgekommen werden (s. S. 34).

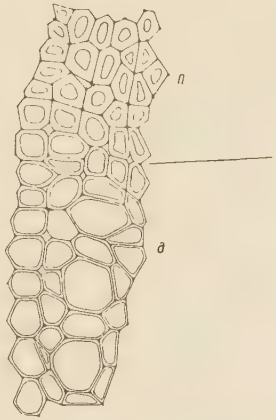

Fig. 6.
Stück des Holzkörpers aus der Ventralseite eines im Experiment von der Bauchseite her einseitig beleuchteten, vertikalen, bei Versuchsbeginn bereits anatomisch dorsiventralen Kletterssprosses von *Ficus pumila*; a = die vor, n = die nach Anfang des Experimentes entstandenen Zellen. Vergr. 425.

Mit den soeben geschilderten Versuchsergebnissen haben wir den Beweis erbracht, daß eine der normalen entgegengesetzte Orientierung der *Ficus*-Sprosse zur Lichtquelle von einer bald darauf einsetzenden Verschiebung der Förderung von Holz und Bast auf die vorher gehemmte Rückenflanke begleitet ist, also eine Umkehrung der anatomischen Dorsiventralität zur Folge hat. Und zwar tritt diese Wachstumsänderung nicht nur im unter den Versuchsbedingungen hinzugewachsenen Sproßstück ein, sondern erstreckt sich gleichzeitig auf den übrigen älteren Stengelteil. Hieraus folgt, daß die anatomische Dorsiventralität der Sprosse nur labil sein kann, und daß das schon differenzierte Gewebe einen entscheidenden, determinierenden Einfluß auf den Zuwachs nicht ausübt. Daß selbiges aber in anderen Fällen zutrifft, dafür ist *Marchantia poly-*

morpha das beste Beispiel, wo nach Pfeffer[1]) das an sich isolaterale Urmeristem des Vegetationspunktes durch den dorsiventralen Thallus in bestimmter Weise determiniert und dirigiert wird. Und aus ähnlichen Gründen ist nach Schlicke[2]) bei den Stolonen von *Fragaria grandiflora* die Umkehrung der anatomischen Dorsiventralität nur in dem während des Experiments gebildeten Neuzuwachs möglich, während der übrige ältere Ausläuferteil die asymmetrische Gewebebildung im ursprünglichen Sinne unveränderlich beibehält.

Haben wir dargetan, daß es durch einseitige Beleuchtung eines *Ficus*-Sprosses von seiner Bauchseite her möglich ist, die Förderung auf die vorher gehemmte Rückenflanke zu verschieben, so müssen wir nunmehr feststellen, ob dabei die unilaterale Beleuchtung nur räumlich orientierend wirkt, ob also die anatomische Dorsiventralität sich auch bei allseitig gleicher Beleuchtung ausbildet, oder ob unilaterales Licht eine unerläßliche Bedingung für ihr Zustandekommen ist.

Um hierüber Klarheit zu schaffen, wurden eine Anzahl freiwachsender Topfpflanzen auf dem Klinostaten mit vertikalgestellter Achse der langsamen Drehung unterworfen, wobei der Klinostat so aufgestellt wurde, daß das Licht möglichst von allen Seiten und mit gleicher Intensität Zutritt hatte. Um ferner Fehlerquellen, wie sie besonders in gegenseitiger oder von anderen Objekten verursachter Beschattung bestehen, weitestgehend auszuschalten, wurden die je eine Pflanze enthaltenden Töpfe noch umgeben von einer oben offenen Röhre von weißem Karton.

Die Untersuchung der unter solchen Bedingungen wachsenden Sprosse, die nach siebenwöchentlicher Versuchsdauer (1. Juni bis 22. Juli), in der sie 9—11 cm Zuwachs gebildet hatten, vorgenommen wurde, ergab, daß im Experiment an die Stelle des exzentrischen Dickenwachstums allmählich eine allseits gleichmäßige Ausbildung des Holzes und Bastes getreten war. Die Zellen selbst wiesen Unterschiede, wie sie für die Bauch- und Rückenseite des anatomisch dorsiventralen Sprosses beschrieben wurden (s. S. 3) nicht mehr auf; dabei hielt ihre Größe und Wanddicke ungefähr die Mitte zwischen der maximalen und minimalen Ausbildungsform im unilateral beleuchteten Stengel.

---

1) Pfeffer, Symmetrie und spezifische Wachstumsursachen. Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg, Bd. I, S. 77.

2) Schlicke, a. a. O., S. 31.

Es empfiehlt sich, zu diesen Klinostatenversuchen nur kleine Pflänzchen zu verwenden; denn die freiwachsenden Sprosse, denen unter natürlichen Umständen durch die differente Beleuchtung gegenüberliegender Seiten eine plagiotrope Lage induziert wird (s. S. 17), vermögen sich auch bei allseits gleichmäßiger Beleuchtung, wie sie im obigen Versuch erstrebt wurde, selbständig nur bis zur Erlangung einer relativ geringen Höhe (14—17 cm) aufrecht zu erhalten, um sich dann infolge nicht mehr ausreichender Stabilität überzulegen. Damit ist aber die Beleuchtungsdifferenz gegeben, ganz abgesehen davon, daß wir durchaus nicht wissen, ob mit der schiefen Lage des Stengels nicht ein neues das Dickenwachstum desselben beeinflussendes Moment gegeben ist (s. S. 21 ff.). Ein Aufbinden der Pflanzen aber verbietet sich natürlich von selbst. Doch erhält man auf die eben beschriebene Weise stets Pflanzen, deren Sprosse bis zur Erlangung einer ausreichenden Höhe vertikal gerichtet bleiben und die dann die radiäre Ausbildung von Holz und Bast erkennen lassen.

Es sei noch erwähnt, daß es durch bloße Drehung der Pflanzen auf dem Klinostaten, ohne gleichzeitig das seitliche Licht durch Kartonröhren von ihnen abzuschließen, nicht gelungen ist, anatomisch radiäre Sprosse zu erzielen, da sich dann die Pflanzen nicht völlig vertikal stellten oder, wenn sie dies auch taten, diese Lage nie genügend lang beibehielten. Der Grund für dieses Verhalten wird darin zu suchen sein, daß eine ausreichend regelmäßige Beleuchtung durch den Gebrauch des Klinostaten offenbar nicht erzielt worden war (s. auch S. 17). Und es sei gleich hinzugefügt, daß eine vollkommen gleiche Beleuchtung durch die Benutzung des Klinostaten allein überhaupt nicht erlangt werden kann. Letzteres würde nur dann möglich sein, wenn die Lichtquelle, deren Strahlen den Klinostaten treffen, konstant wäre. Da dies für das Sonnenlicht nicht zutrifft, würden also nur künstliche Lichtquellen von stets gleichbleibender Intensität obige Bedingung vollständig erfüllen [1]).

Mit den eben geschilderten Versuchsergebnissen ist also zweifelsfrei festgestellt worden, daß die unilaterale Beleuchtung der Sprosse von *Ficus pumila* eine unerläßliche Bedingung für die Entstehung der anatomischen Dorsiventralität in denselben ist und nicht nur räumlich orientierend auf dieselbe einwirkt.

1) Siehe auch Peirce, Studies of Irritability in Plants. Annals of Botany, Vol. XX, 1906, p. 462.

Weiterhin ist aus der normalen Gestaltung und dem intensiven Wachstum, das die auf dem Klinostaten gezogenen Sprosse zeigen und das dem des kletternden, anatomischen dorsiventralen Individuums nur wenig nachsteht, zu schließen, daß das Zustandekommen des exzentrischen Dickenwachstums eine notwendige Bedingung für eine kräftige Entwicklung der Pflanze kaum ist[1]).

Es erhebt sich nunmehr die Frage, in welcher Weise das unilaterale Licht das asymmetrische Dickenwachstum der *Ficus*-Sprosse herbeiführt. Daß nicht eine direkte Beeinflussung der kambialen Tätigkeit von seiten des Lichtes vorliegt, derart, daß es dieselbe bei höherer Intensität auf der Rückenseite hemmt[2]), während es dieselbe bei geringerer Stärke auf der Bauchflanke fördert, das lehrt schon die Untersuchung der Natur entnommener Stengel. Denn eine Förderung des Holzes und Bastes auf der Ventralseite zeigt sowohl der freiwachsende, vom intensiven Sonnenlicht getroffene Sproß, der auch auf seiner Bauchflanke noch ansehnliche Helligkeit aufweist, wie auch der im Halbdunkel überdeckender Pflanzen wachsende Stengel, dessen gehemmte Dorsalhälfte bedeutend weniger Licht empfängt als im ersten Falle die geförderte Ventralseite.

Also nicht um eine direkte Wirkung des Lichtes verschiedener Intensität, wie sie beispielsweise Pick[3]) für die Entwicklung des Palisadenparenchyms in assimilatorischen Geweben verantwortlich macht, sondern nur um eine Unterschiedsempfindung[4]) kann es sich bei dem Zustandekommen des exzentrischen Dickenwachstums der Sprosse von *Ficus pumila* handeln. Dabei stellt der auf Bauch- und Rückenseite vorhandene Beleuchtungsunterschied den Reizanstoß dar, der bewirkt, daß in dem betreffenden Sproßstück, verglichen mit einem allseits gleichmäßig belichteten Stengelteil, bei in derselben Zeit gleicher absoluter Menge des gebildeten Holzes und Bastes, eine abweichende, in Beziehung zur einseitigen Angriffsrichtung des Lichtes stehende Verteilung jener Gewebe stattfindet (s. auch S. 19).

1) Siehe hierzu Czapek, Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegung. Jahrb. f. wiss. Bot., 1898, Bd. XXXII, S. 261.

2) Mer, a. a. O.

3) Pick, Über den Einfluß des Lichtes auf die Gestalt und Orientierung der Zellen des Assimilationsgewebes. Bot. Zentralbl., Bd. 11, 1882, S. 441.

4) Über das Wesen der Reizvorgänge siehe Pfeffer, Pflanzen-Physiologie, I. Bd., 2. Auflage, S. 9.

Auf ähnliche Reizreaktionen als Folge unilateraler Beleuchtung, die also in einer ungleichen Wachstumstätigkeit auf den different belichteten Flanken bestehen, ist schon mehrfach, so vor allem von Wortmann[1]), Bücher[2]), Massart[3]), Schlicke[4]) und Neubert[5]) hingewiesen worden. Seit Wiesner[6]), der besonders die asymmetrische Gewebebildung in plagiotropen Seitenästen untersuchte, nennt man alle an Geweben vorkommenden einseitigen Wachstumsförderungen, die von der Lage des betreffenden Organs abhängen, wobei aber Lage im weiteren Sinne genommen wird, nämlich als die räumliche Beziehung des Organs sowohl zum Horizont als auch zu seinem Muttersproß „Trophien“[7]). Indem wir uns der Terminologie Wiesners anschließen, wollen wir das exzentrische Dickenwachstum der Sprosse von *Ficus pumila*, bei gleichzeitigem Hinweis auf die erkennbare Bedingung desselben, als Heliotrophie und zwar, da die der Lichtquelle abgewandte Seite die Förderung aufweist, als negative Heliotrophie[8]) kennzeichnen.

Untersuchungen über die Reizschwelle wurden nicht vorgenommen. Doch folgt aus gelegentlichen Beobachtungen, daß die Lichtdifferenz sicher nur sehr gering zu sein braucht.

In bezug auf das heliotropische Verhalten der *Ficus*-Sprosse sei an dieser Stelle mitgeteilt, daß sie, im Gegensatz zu den Beobachtungen Darwins[9]), nach denen sie keinerlei Bewegungsvermögen haben, das Licht, wie es in den Gewächshäusern herrschte,

1) Wortmann, Zur Kenntnis der Reizbewegungen. Bot. Ztg., Bd. 45, 1887, S. 819.

2) Bücher, Anatomische Veränderungen bei gewaltsamer Krümmung und geotropischer Induktion. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLIII, 1906, S. 271.

3) Massart, a. a. O.

4) Schlicke, a. a. O.

5) Neubert, Geotropismus und Kamptotrophismus bei Blattstielen. Dissertation, Leipzig 1911, S. 22.

6) Wiesner, a. a. O., S. 489.

7) Vor Wiesner hatte Schimper (a. a. O.) für das ungleiche Dickenwachstum plagiotroper Achsen den Ausdruck „Nastien“ geprägt, der aber späterhin zur Bezeichnung des ungleichen Längenwachstums der gegenüberliegenden Flanken eines Stengels benutzt wurde.

8) Massart (a. a. O., S. 43) charakterisiert dieselbe Erscheinung als „photoanisopachynose descendante“. — Schlicke hat (a. a. O., S. 42) die Ausführungen dieses Forschers mißverstanden, wenn er berichtet, derselbe habe das exzentrische Dickenwachstum „Phototropismus“ genannt.

9) Darwin, Die Bewegungen und Lebensweise der kletternden Pflanzen. Gesammelte Werke, 9. Bd., S. 142.

flohen. Der Vorteil, den dieser negative Heliotropismus mit sich bringt, leuchtet sofort ein, wenn man bedenkt, daß er das Emporklimmen der Stengel an Mauern, Baumstämmen und dergleichen und das feste Anpressen derselben gegen die Widerlage unterstützt.

Es ist eine in der Physiologie nicht selten zu beobachtende Erscheinung, daß eine Exzitation vom Perzeptionsorte weitergeleitet wird nach ungereizten Zonen, um auch daselbst eine gleiche Reaktion zu veranlassen; es sei nur an die allgemein bekannte *Mimosa pudica* erinnert, oder auch an *Ficus Rumphii*, wo nach Massart[1]) das unter dem Einfluß der schiefen Lage zum Horizont erreichte exzentrische Dickenwachstum der Äste und Wurzeln durch Fortleitung des Reizes auch vertikal gerichteten, allseits gleichmäßig beleuchteten Achsen aufgedrängt wird. Daß aber in den Sprossen von *Ficus pumila* eine solche Reiztransmission nicht stattfindet, konnte durch folgenden Versuch bewiesen werden.

Mehrere in der auf S. 10 beschriebenen Weise an einer vertikalen Holzleiste fixierte Sprosse wurden, jeder für sich, lichtdicht so in ein mit schwarzem Karton mehrfach umhülltes Glasgefäß eingesetzt, daß nur die jüngsten 7 cm aus dem gleichfalls von Karton bedeckten Deckel desselben hervorragten. Durch eine zweite Deckeldurchbohrung führte eine der Wasserzuleitung dienende, mehrfach schwarzlackierte und mit schwarzer Pappe umhüllte Glasröhre, die sich bei Prüfung mittels eingeschobenen photographischen Papiers vor und nach dem Versuch als lichtdicht erwies, nach der Topferde und drang 6 cm tief in dieselbe ein. Die beiden Deckelöffnungen wurden mit schwarzer Watte genügend verstopft, doch so, daß die Gasdiffusion durch die Watte vor sich gehen konnte. Um im Dunkelgefäß ein schädigendes Ansteigen der Temperatur zu verhindern, wurde der schwarze Karton desselben noch mit solchem von weißer Farbe bedeckt.

Als nach 6 Wochen (2. Juli bis 16. August), in denen die Pflanzen 9—12 cm Zuwachs gebildet hatten, die anatomische Untersuchung derselben vorgenommen wurde, zeigte sich zunächst, daß in den außerhalb des Dunkelzylinders befindlichen Internodien eine Verschiebung der Förderung auf ihre Dorsalflanke stattgefunden hatte. Dagegen war von einer derartigen Umkehrung der anatomischen Dorsiventralität in dem innerhalb des Gefäßes verbliebenen, 6 cm langen Sproßstück nichts zu erkennen. Aber auch das ur-

1) Massart, a. a. O., S. 49.

sprünglich induzierte asymmetrische Dickenwachstum war nicht merklich fortgesetzt worden. Vielmehr waren im Experiment auf Bauch- und Rückenseite nahezu gleichviel Holzzellen entstanden von jener mediären Ausbildungsweise, wie sie schon früher (s. S. 14) für den anatomisch radiären Sproß geschildert wurden. In dem verdunkelten Sproßteil gab also die Kambialtätigkeit die Bevorzugung einer Flanke auf und wirkte schließlich allseitig mit durchaus gleicher Intensität; eine von einer Reiztransmission herrührende Förderung der Dorsalhäfte war nicht zu erkennen.

Derselbe Versuch stellt aber auch zweifelsfrei fest, daß der zwischen Sproß und Stütze bestehende Kontakt, abgesehen von der bereits erwähnten rein mechanischen Wirkung (s. S. 9) ohne wesentlichen Einfluß auf die Erscheinung des exzentrischen Dickenwachstums in den Feigentrieben ist.

Daß das Experiment ferner einen weiteren Beweis dafür erbringt, daß unilaterales Licht eine notwendige Bedingung für das Zustandekommen der asymmetrischen Gewebebildung ist, braucht nicht weiter ausgeführt zu werden (s. S. 16).

Eine Reiztransmission findet also in den Stengeln von *Ficus pumila* nicht statt, d. h. aber, daß dieselben, insoweit sie anatomisch dorsiventral werden, auch in dieser ganzen Ausdehnung überall den veranlassenden Reiz wahrnehmen müssen, oder daß eine Lokalisierung der Perzeption auf eine bestimmte Region, etwa wie bei der Helioperzeption von seiten der Gramineenkeimlinge, hier nicht vorhanden sein kann. Der Sproß ist eben allerorts sensibel für den heliotrophen Reiz, und immer, wenn er an gegenüberliegenden Zonen, ganz gleich, ob es sich dabei um Bauch- und Rückenseite, die beiden Seitenflanken oder sonst welche dazwischen liegenden Stellen handelt, einem den Schwellenwert überschreitenden Beleuchtungsunterschied ausgesetzt ist, wächst er exzentrisch in die Dicke, wobei die jeweils dunklere Hälfte gefördert wird. Dabei sind die Differenzen in bezug auf die Zahl und die Ausbildungsweise der Holz- und Bastzellen am ausgeprägtesten an jenen Orten, die die größten Lichtunterschiede aufweisen; also bei einem kletternden und von der Rückenseite her beleuchteten Vertikalstengel in der Mitte der Ventral- und Dorsalflanke (s. S. 9). Von dort klingen die Unterschiede nach den Seitenflanken zu, die in diesem Falle selbst völlig symmetrisch sind und deren Holz- und Bastzellen hinsichtlich ihrer Ausdehnung und Membranstärke ungefähr

die Mitte halten zwischen den extremen Formen auf den different belichteten Hälften, stetig ab.

Daß es unter den eben geschilderten Umständen auch möglich ist, daß derselbe Stengel Holz und Bast in verschiedenen Internodien gleichzeitig nach entgegengesetzten Richtungen fördert, lehrte folgender Versuch:

Ein *Ficus*-Sproß wurde vertikal an einer Holzleiste, der er die bewurzelte Bauchseite zukehrte, fixiert. Die Leiste selbst wies in ihrem unteren Ende einen 6 cm langen und 1 cm breiten, rechteckigen Spalt auf, so daß drei Stengelinternodien im Bereich desselben lagen, die an einem anderen Stäbchen von der Länge und Breite des Spaltes so aufgebunden wurden, daß sie ihm die Dorsalflanke zuwandten. Auf diese Weise wurde der Sproß in seinem oberen jüngeren Teil von der Rückenseite, in den basalwärts gelegenen drei älteren Internodien aber von der Bauchflanke her stärker beleuchtet.

Als nach sechswöchentlicher Dauer (8. Juli bis 21. August) der Versuch abgebrochen wurde, zeigte der Stengel in der Tat in seinem jüngeren Ende die Förderung auf der Ventralseite, während sie in den vor dem Spalt liegenden Internodien auf die im Experiment dunklere Rückenflanke verschoben worden war.

Wie aus den obigen Ausführungen (s. S. 19 letzter Abschnitt) hervorgeht, nimmt sicher innerhalb gewisser Grenzen, in denen ein normales Gedeihen der Feigenpflanzen stattfinden kann, mit der Erhöhung der wirksamen Beleuchtungsdifferenz, also mit der Steigerung der Reizintensität, auch die Exzitation zu. Daß aber zwischen dem Grade des Beleuchtungsunterschiedes und dem Maße der anatomischen Dorsiventralität eine strenge Proportionalität besteht, wie sie Schlicke[1]) für die Stolonen von *Fragaria grandiflora* fordert, muß doch höchst zweifelhaft erscheinen, dies schon deshalb, weil „die Exzitation wie auch die Reaktion aus verwickelten Prozessen resultieren", so daß „die Beziehungen zwischen den Reizerfolgen und der Größe des Reizanstoßes sicherlich nicht durch eine einfache und allgemeingültige Formel ausgedrückt werden können"[2]).

Ist es uns in den vorliegenden Untersuchungen gelungen, das exzentrische Dickenwachstum der Vertikalsprosse von *Ficus pumila* als heliotrophe Reaktion zu kennzeichnen, so wollen wir doch nicht

1) Schlicke, a. a. O., S. 39.

2) Pfeffer, Pflanzen-Physiologie, Bd. II, 2. Aufl., S. 624.

vergessen, daß wir damit nur dasjenige äußere Agens ermittelt haben, das bei einer gewissen Beschaffenheit die Realisierung der anatomischen Dorsiventralität veranlaßt. Wir wissen aber infolge unserer noch mangelhaften Kenntnis von den maßgebenden Bauverhältnissen und Eigenschaften des Protoplasten absolut nichts darüber, wie z. B. der Reiz von der Pflanze wahrgenommen wird ued wie die Kette von Vorgängen, die er auslöst und die schließlich zur Reaktion führen, beschaffen ist.

Einfluß der horizontalen Lage.

Wurde bis jetzt unilaterales Licht als eine erkennbare Bedingung für das Zustandekommen des exzentrischen Dickenwachstums in den *Ficus*-Sprossen ermittelt, so erhebt sich nunmehr die Frage, ob vielleicht noch andere Faktoren die gleiche Erscheinung hervorzubringen vermögen. Vor allem ist es nötig, eine Untersuchung darüber anzustellen, ob und inwieweit ein Einfluß der horizontalen Orientierung der Stengel auf ihr Dickenwachstum vorhanden ist. Ist doch die Asymmetrie der Holzkörper zuerst[1]) und auch späterhin in der weitaus größten Zahl von Fällen[2]) in gegen den Horizont geneigten Seitenästen oder ebensolchen Hauptachsen festgestellt und vielfach ein Zusammenhang zwischen der schiefen Lage derselben und ihrer anatomischen Dorsiventralität gefunden worden[3]).

Um einen alleinigen Einfluß der horizontalen Lage der Sprosse von *Ficus pumila* auf ihr Dickenwachstum nachweisen zu können, muß bei der Versuchsanstellung natürlich so verfahren werden, daß die in jener Lage befindlichen Stengel Beleuchtungsdifferenzen, wie

---

1) De Candolle, Pflanzenphysiologie. Übersetzt von Röper, 1833, Bd. I, S. 71; Treviranus, Physiologie der Gewächse, Bd. I, S. 240, 1835; Schimper, a. a. O.

2) Es ist ja besonders seit Kny (1882, a. a. O.) bekannt, daß die plagiotropen, verholzten Achsen bei den meisten Laubbäumen an der zenitwärts, bei den Koniferen aber an der nadirwärts gewandten Seite gefördert werden. Derselbe Forscher fand auch, daß bei Laubbäumen mitunter der gleiche Sproß ein wechselndes Verhalten zeigen, d. h. in seinen jüngsten Jahrringen hypo-, in den folgenden epitroph werden kann, oder auch in seinen verschiedenen Internodien manchmal entgegengesetzt gefördert wird.

3) Zusammenfassende Literaturübersicht bei Ursprung, Untersuchungen über das exzentrische Dickenwachstum an Stämmen und Ästen. Beihefte zum Bot. Zentralbl. 1906, Bd. 19, I, S. 213. — Dibbern, Über anatomische Differenzierungen im Bau der Infloreszenzachsen einiger dikliner Blütenpflanzen. Beihefte zum Bot. Zentralbl. 1903, Bd. 13, S. 341. — Karzel, Beiträge zur Kenntnis der Heterotrophie. Sitzungsber. d. Akad. zu Wien, math.-naturw. Klasse, 1906, Bd. 115 (1).

sie gewöhnlich mit der Schiefstellung verbunden sind, nirgends erfahren. Diese Forderung erfüllte das folgende Experiment:

Ein 18 cm langer, bis Versuchsbeginn freiwachsender, unilateral beleuchteter Sproß wurde, seine Bauchseite einer in die Topferde vertikal eingesteckten Holzleiste zuwendend, an dieser in der früher geschilderten Weise (s. S. 10) aufgebunden und hierauf Topf und Pflanze horizontal gelegt, wobei der Stengel mit seiner Dorsalflanke erdwärts schaute. Nunmehr wurde eine 7 cm lange und 5 cm weite, mehrfach mit schwarzem Karton beklebte Pappröhre so über den Sproß gestülpt, daß sich dessen ältestes basales Ende innerhalb derselben befand. Die Öffnungen der Röhre wurden sodann mit schwarzer Watte sorgfältig verschlossen und über Topf und Pappzylinder nochmals schwarzes Papier ausgebreitet. Um ein zu hohes Ansteigen der Temperatur im Dunkelrohr zu verhindern, wurde dasselbe noch mit weißem Karton bedeckt. Auf diese Weise war der im Zylinder befindliche Stengelteil dem Licht völlig entzogen und allein dem Einfluß der horizontalen Lage unterworfen.

Es sei noch hinzugefügt, daß das freie Ende der Holzleiste zwischen den Backen einer in gleicher Höhe mit diesem befindlichen Stativklammer festgehalten und dadurch der Stab und der daran fixierte Sproß an einer Änderung der ihm gegebenen Lage verhindert wurde. Die Pappröhre ruhte auf einer entsprechend hohen Ziegelplatte. Der Topf lag zwischen schweren Steinen, die eine seitlich rollende Bewegung desselben nicht zuließen. Das Herausfallen der Topferde wurde durch eine Gipsbrücke, die auch die Holzleiste mit einschloß, verhindert und das Gießen der Pflanze mit einer Glasröhre in das Abflußloch des Topfes vorgenommen.

Nach 6 Wochen (12. Juni bis 25. Juli), in denen die Pflanze 11 cm gleichfalls an der Stütze fixierten Neuzuwachs gebildet hatte, wurde das Experiment abgebrochen. Die anatomische Untersuchung des verdunkelten Sproßteiles ergab, daß in der Tat unter den im Experiment gebotenen Bedingungen die Kambialtätigkeit auf der nadirwärts schauenden Stengelhälfte lebhafter als ihr gegenüber geworden, die anatomische Dorsiventralität also umgekehrt worden war. Dabei waren im Versuch auf der erdwärts schauenden Rückenflanke nicht nur mehr Holzzellen entstanden, sondern diese waren auch größer und dünnwandiger als die entsprechenden auf der nach oben gerichteten Bauchseite. Doch erreichten alle diese Unterschiede nicht ganz jene Höhe wie auf der Ventral- und Gegenflanke des unilateral beleuchteten Vertikalsprosses.

Da also auch in diesem Versuche mit der Verschiebung der Förderung von der räumlich oberen Stengelseite nach der unteren eine spezifische Ausgestaltung der nunmehr auf diesen Flanken entstehenden Zellen verbunden war, mußte es zwischen den bei einseitigem Licht und den bei horizontaler Lage allein entwickelten zu einer deutlichen Grenze kommen. Dabei wurde auch hier der Übergang von der einen zur anderen Zellart nur durch wenige Holzzellen mediärer Ausbildungsweise vermittelt, die sowohl unter dem Einfluß der horizontalen Lage als unter dem gleichzeitig nachwirkenden Einfluß der unilateralen Beleuchtung entstanden. Die Unterseite bot also im wesentlichen dasselbe Bild wie die dunklere, die Oberseite dagegen wie die hellere Flanke des S. 11 beschriebenen Versuchssprosses.

Mit diesem Versuch haben wir bewiesen, daß die Sprosse von *Ficus pumila* auch unter dem alleinigen Einfluß der horizontalen Lage[1]), in ähnlicher Weise wie bei unilateraler Beleuchtung exzentrisch in die Dicke wachsen, wobei die jeweils erdwärts schauende Seite gefördert wird. Als auslösender Reiz dieser Reaktion kann nur die bei der horizontalen Orientierung der Sprosse einseitige Einwirkung der Gravitation in Betracht kommen, denn diese stellt die einzige erkennbare Abweichung von den Lebensverhältnissen des bei vertikaler Stellung dem Licht entzogenen und anatomisch radiär werdenden Stengels dar (s. S. 18). Es sei daher diese Reaktion als Geotrophie bezeichnet und zwar, da die der Erde zugewandte Seite die Förderung aufweist, als positive Geotrophie. Wie dabei die Reaktionskette beschaffen ist, deren Endglied jene anatomische Dorsiventralität bildet, vermögen wir so wenig wie in anderen Reizvorgängen anzugeben. Nur soviel ist sicher, daß die in den ältesten Abhandlungen über das Phänomen des exzentrischen Dickenwachstums plagiotroper Achsen entwickelten grobmechanischen Vorstellungen von der dieses veranlassenden Wirksamkeit der Schwerkraft nicht den Tatsachen entsprechen. Dies gilt von den diesbezüglichen Arbeiten Mohls[2]) wie auch Hofmeisters[3]), in denen eine direkte rein physikalische Einwirkung der Schwerkraft

1) Eine heliotrophe Reizung war während des Versuches ausgeschlossen, außerdem hätte eine solche zu einer Förderung der physikalisch oberen Stengelflanke führen müssen.

2) Mohl, Einige anatomische und physiologische Bemerkungen über das Holz der Baumwurzeln. Bot. Ztg. 1862, S. 225 ff.

3) Hofmeister, Allgemeine Morphologie der Gewächse, 1868, S. 629.

auf die Kambialtätigkeit als Ursache der asymmetrischen Ausbildung der Holzkörper gefordert wird.

Des weiteren können auch die in wachstumsfähigen Sprossen durch die horizontale Zwangslage induzierten Spannungsdifferenzen, die Bücher[1]) für die Realisierung des von ihm an Krautsprossen untersuchten Geotrophismus mit verantwortlich macht, für das Auftreten der anatomischen Dorsiventralität in den Feigenstengeln nicht in Betracht kommen, denn diese wird ja in geotropisch nicht mehr reaktionsfähigen Zonen ausgebildet, deren antagonistische Flanken keine merklichen Spannungen erkennen lassen.

Bis jetzt wurde nur der während des Versuchs im Dunkelzylinder gehaltene Stengelteil beschrieben. Das außerhalb desselben befindliche Stück, das nach Vorstehendem gleichzeitig der Einwirkung zweier seine sekundäre Gewebebildung beeinflussenden Faktoren ausgesetzt war, soll später besprochen werden (s. S. 32).

Einfluß der Zwangskrümmung.

Können Spannungszustände auf gegenüberliegenden Flanken für das als positive Geotrophie gekennzeichnete exzentrische Dickenwachstum der *Ficus*-Sprosse nicht ursächlich sein, da solche von merklicher Intensität in der Reaktionszone gar nicht vorhanden sind, so war es doch nicht ohne Interesse, einmal auf mechanischem Wege, durch gewaltsame Krümmung, in den Stengeln derartige Spannungszustände zu erzeugen und ihren Einfluß auf das weitere Dickenwachstum derselben zu verfolgen. Sind doch als Folgeerscheinung der Zwangskrümmung in Geweben auftretende anatomische Veränderungen in der Literatur schon mehrfach erwähnt[2]) und von Bücher[3]) und Neubert[4]), die ihre Untersuchungen allerdings fast ausschließlich auf primär angelegte Gewebe beschränken, eingehend beschrieben worden.

Da aber nach den bisherigen Ausführungen bekannt ist, daß die *Ficus*-Sprosse sowohl bei unilateralem Licht als auch bei hori-

---

1) Bücher, a. a. O., S. 284.

2) Detlefsen, Versuch einer mechanischen Erklärung des exzentrischen Dickenwachstums verholzter Achsen und Wurzeln. Arbeiten des Bot. Instituts in Würzburg, II. Bd., 1882, S. 670. — Bücher, a. a. O., dort die übrige Literatur. — Kny, Über den Einfluß von Zug und Druck auf die Richtung der Scheidewände in sich teilenden Pflanzenzellen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1902, Bd. XXXVII, S. 80.

3) Bücher, a. a. O., S. 280.

4) Neubert, a. a. O., S. 9.

zontaler Lage allein anatomisch dorsiventral werden, so mußte natürlich bei dem Studium des reinen Einflusses der Zwangskrümmung auf die sekundäre Gewebebildung jede die obige Erscheinung auslösende andere Reizung vermieden werden. Diese Forderung erfüllten die folgenden Versuche.

Um den Sproß wurde dicht unter der Gipfelknospe eine Schlinge aus weichem Leder herumgelegt, wie sie bereits Bücher[1]) benutzte, um Pflanzen durch Längszug in der horizontalen Lage festzuhalten. Nunmehr wurde das jüngste, 4 cm lange Stengelende mit der Hand gekrümmt und hierauf durch Straffung der freien Enden der Lederschlinge, die sodann an die Topfwand mittels einer um diese herumgelegten Schnur angebunden wurden, in dieser Lage fixiert. Die von Neubert[2]) angewandte Methode, die Objekte an in die gewünschte Krümmung verbrachte Glasröhren aufzubinden, konnte natürlich bei der großen Sensibilität der Sprossen gegenüber Beleuchtungsdifferenzen nicht Gebrauch finden. Auf den Töpfen der Versuchspflanzen wurde noch weißes Kartonpapier befestigt, um auf diese Weise die durch die Krümmung auf Konvex- und Konkavflanke entstehenden Lichtunterschiede möglichst auszugleichen. Nunmehr wurden die so behandelten Pflanzen auf einen durch einen kleinen Elektromotor betriebenen Klinostaten gebracht, an dessen horizontaler Achse gleichzeitig acht Töpfe der langsamen Drehung unterworfen werden konnten. Bei einem Teil der acht Versuchsstengel war die Bauch-, bei dem anderen die Rückenseite zur Konkavflanke gemacht worden. Am Versuchsorte wurde ferner durch große Schirme das direkte Sonnenlicht abgehalten, so daß nur diffuses, möglichst allseits gleichmäßiges Licht zu den Pflanzen Zutritt hatte. Das Herausfallen der Erde aus den Töpfen während der Drehung wurde durch eine Gipsbrücke verhindert und das Gießen der Pflanzen mit einer Glasröhre in das Abflußloch des Topfes vorgenommen.

Nach 7 Wochen (8. Mai bis 28. Juni), während derer die Sprosse, deren Bauchseite im Experiment zur Konkavflanke gemacht worden war, 8—11 cm Zuwachs gebildet hatten[3]), wurden sie vom

---

1) Bücher, a. a. O., S. 280.

2) Neubert, a. a. O., S. 33.

3) Es sei hier erwähnt, daß die gekrümmten Klinostatenpflanzen im Verhältnis zu gleichalterigen, normalwachsenden in ihrem Längenwachstum gehemmt waren. Siehe auch Pfeffer, Pflanzen-Physiologie, 2. Aufl., Bd. II, S. 148; Bücher, a. a. O., S. 337; Neubert, a. a. O., S. 12.

Klinostaten abgenommen. Das anatomische Studium der Krümmungszone ergab, daß die Stengel innerhalb derselben exzentrisch in die Dicke gewachsen waren unter Förderung der Konkavseite. Auf dieser übertrafen die Holz- und Bastzellen an Zahl und auch an Größe die entsprechenden der Konvexflanke. Ferner waren die Holzzellen auf der Konkavseite dünnwandiger, die Bastzellen dickwandiger als ihr gegenüber.

Zu diesen Unterschieden in Holz und Bast gesellten sich noch die von Bücher[1]) und Neubert[2]) besonders näher beschriebenen Differenzen im Rindenparenchym und Kollenchym, die darin bestanden, daß die Zellen jener Primärgewebe auf der Konvexflanke kleinlumig und dickwandig, auf der Gegenseite jedoch weitlumiger und dünnwandiger waren. Diese Unterschiede im Rindenparenchym und Kollenchym traten immer auf, wenn noch wachstumsfähige Sprosse gewaltsam gekrümmt oder in horizontaler Zwangslage[3]) gehalten wurden, und sollen fernerhin nicht mehr besonders erwähnt werden[4]).

Am ausgeprägtesten waren alle oben verzeichneten Differenzen in der Hauptkrümmungszone, wo sie sogar hinsichtlich der Größe und Wanddicke der auf Konvex- und Konkavflanke ausgebildeten Holz- und Bastzellen die für den unilateral beleuchteten Vertikalsproß geschilderten Unterschiede übertrafen (s. S. 3). Von dort an wurden sie nach den Endpunkten der Krümmungsregion zu stetig geringer, um schließlich völlig auszuklingen, nachdem sie noch auf einer kurzen Strecke (8—12 mm) vor und hinter der Krümmungszone nachgewiesen werden konnten. Jenseits auch dieser Region hatte die Kambialtätigkeit die ihr ursprünglich induzierte Bevorzugung der Ventralseite des Stengels aufgegeben und wirkte allseitig mit nahezu gleicher Lebhaftigkeit, wobei die nunmehr gebildeten Zellen jene Charaktere zeigten, wie sie schon für den anatomisch radiären Sproß geschildert wurden (s. S. 14).

Die anderen Versuchssprosse, die mit den eben beschriebenen gleichaltrig und gleichkräftig waren, sich von ihnen aber dadurch

1) Bücher, a. a. O.

2) Neubert, a. a. O.

3) In diesem Falle entsprach die Oberseite der Konkavseite des gewaltsam gekrümmten Sprosses.

4) Bei Neubert (a. a. O., S. 11, Zeile 27) steht „Förderung der Wandstärken der mechanischen Elemente auf der Konkavseite bei relativ kleinem Lumen". Wie aus den übrigen Ausführungen hervorgeht, muß es statt Konkav-, Konvexflanke heißen.

unterschieden, daß ihre Rückenseite während des Experiments zur Konkavflanke gemacht worden war, zeigten im wesentlichen gleiche anatomische Verhältnisse (s. Fig. 7). Sie wichen nur dadurch ab, daß sie bei gleicher Versuchsdauer auf der Konvexflanke durchschnittlich mehr, auf der Gegenseite aber weniger Holz- und Bastzellen aufwiesen, die Zellbildung also etwas schwächer einseitig lokalisiert war. Es hat dies offenbar, da die absolute Menge des im Experiment entstandenen Holzes und Bastes die gleiche war in beiden Fällen, seinen Grund darin, daß einmal der Krümmungseinfluß die ihm entgegengerichtete vom angrenzenden bereits ana-

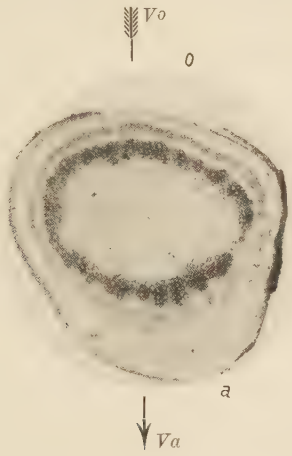

Fig. 7.

Querschnitt durch ein 4 Wochen lang zwangsweise gekrümmtes Sproßstück von *Ficus pumila*. Hauptkrümmungszone. *Vo*–*Va* = Vertikale. *o* = Konvexseite. *a* = Konkavseite. Zur Konkavseite war die Dorsalseite des Stengels gemacht worden. Klinostatenversuch. Vergr. 30.

tomisch dorsiventralen Sproßstück ausgehende Nachwirkung zu überwinden hat, die sich im andern Falle mit ihm summiert.

In einem weiteren Versuche endlich war nicht das jüngere Stengelende, sondern ein älteres, infolge einseitiger Beleuchtung bereits exzentrisch in die Dicke gewachsenes Sproßstück dem Einfluß der gewaltsamen Krümmung unterworfen worden. Weil die dabei gewählte Versuchsanordnung von der zuletzt angewandten etwas abwich, möge das Experiment noch erwähnt werden.

Bei einem Sproß wurde das in 12 cm Entfernung von seiner Gipfelknospe befindliche Internodium mit einem entsprechend großen,

5 mm dicken Streifen schwarzer Watte umhüllt und hierauf an einer vorher gekrümmten Glasröhre fixiert, so daß seine Dorsalseite zur Konkavflanke wurde. Die Glasröhre war an einem in die Gipsbrücke, die das Herausfallen der Erde aus dem Topfe verhinderte, mit eingeschlossenen Holzstab befestigt. Um die Glasröhre und das daran befestigte Internodium wurde noch schwarzes und zu äußerst weißes Kartonpapier herumgelegt (s. S. 22) und dieses mit Bindfaden zusammengehalten. Durch die Kartonumhüllung wurde die Watte leicht gegen den Sproß angedrückt, andererseits stellte deren lockeres Gefüge dem in die Dicke wachsenden Internodium keinen merklichen Widerstand entgegen. Die so behandelte Pflanze wurde auf dem Klinostaten mit horizontaler Achse der langsamen Drehung unterworfen.

Als nach zehnwöchentlicher Versuchsdauer (25. April bis 22. Juli) das anatomische Studium der Krümmungszone vorgenommen wurde, zeigte dieselbe eine deutliche Förderung auf der Konkavseite, die dem Sproß ursprünglich induzierte Dorsiventralität war also daselbst umgekehrt worden.

Aus vorstehenden Untersuchungen folgt also, daß auch die gewaltsame Krümmung der Sprosse von *Ficus pumila* allein den davon betroffenen Zonen in ähnlicher Weise wie die unilaterale Beleuchtung oder die horizontale Lage exzentrisches Dickenwachstum aufdrängt. Und da bei dem gewaltsam gekrümmten und auf dem Klinostaten einer heliotrophen und geotrophen Reizung entzogenen Stengel die auf antagonistischen Flanken herrschenden Spannungszustände (Druckspannung auf der Konkav-, Zugspannung auf der Konvexseite) die einzigen erkennbaren Abweichungen von den Lebensbedingungen des bei vertikaler Stellung verdunkelten und dann anatomisch radiär werdenden Sprosses (s. S. 18 ff.) darstellen, und da ferner die Reaktionserfolge mit der Abnahme der Spannungen, also von der Mitte der Krümmungszone nach deren Endpunkten, abklingen, so müssen offenbar diese Spannungszustände bei der Realisierung des ungleichmäßigen Dickenwachstums eine Rolle spielen. Daher sei die bei *Ficus pumila* unter dem Einflusse der gewaltsamen Krümmung allein in der betreffenden Stengelzone erreichte Gewebeasymmetrie als Kamptotrophie bezeichnet und zwar, da die dem Krümmungsmittelpunkt, d. h. dem Mittelpunkt des das gebogene Sproßstück aufnehmenden Kreises, zugewandte Flanke gefördert wird, als positive Kamptotrophie.

Wie dabei die Spannungszustände schließlich das exzentrische Dickenwachstum herbeiführen, ist nicht bekannt. Möglich ist, daß durch die ungleiche Inanspruchnahme der Stengelflanken bei der Krümmung, „durch die Differenz von Druck und Zug, also durch eine Unterschiedsempfindung“ [1]) gewisse Reizanstöße gewonnen werden. Irrig ist jedenfalls, wie Krabbe[2]) durch zahlreiche Messungen der Tangentialspannung der Rinde an exzentrisch in die Dicke wachsenden Stämmen und Ästen dartat, die Auffassung Detlefsens[3]), nach der die Vermehrung des Zuwachses auf der Konkavseite gekrümmter Sprossen die direkte Folge des dort geringeren Druckes auf die wachsenden Gewebe ist.

Einfluß kombinierter Reizungen.

Aus der großen Zahl der Möglichkeiten seien einige Fälle herausgegriffen, wie sie sich auch in der Natur darbieten. Betrachten wir einen an einer Wand vertikal emporkletternden, von der Rückenseite her beleuchteten Sproß, der, auf einen vorstehenden Ziegelstein stoßend, um diesen herumwächst. Ein solcher Sproß erfährt in seinen vertikalen Teilen nur den heliotrophen Reiz. In dem der unteren Ziegelfläche anliegenden Stück sind heliotrophes und geotrophes Reaktionsbestreben einander entgegengerichtet, während sich beide in den der gegenüberliegenden oberen Fläche angedrückten Internodien summieren. Ferner werden, wenn der Stengel aus der vertikalen Lage in die horizontale übergeht (oder umgekehrt), Krümmungszonen gebildet, innerhalb deren zu dem heliotrophen und geotrophen Reiz noch der kamptotrophe hinzutritt. Mit diesen Kombinationen, die ein solcher Stengel darbietet, sind die in der Natur hauptsächlichst vorkommenden Möglichkeiten erschöpft. Auf derartige Fälle soll sich die folgende Untersuchung beschränken.

Bei der Versuchsanstellung wurden zunächst drei Holzstäbe derart zusammengefügt, daß der mittlere vertikal, die beiden anderen horizontal gerichtet waren[4]). Ein Sproß von *Ficus pumila* wurde sodann mit seinem jüngeren Ende nach der unteren Horizontalleiste

1) Pfeffer, Pflanzen-Physiologie, 2. Aufl., Bd. II, S. 669.

2) Krabbe, Über die Beziehungen der Rindenspannung zur Bildung der Jahresringe und zur Ablenkung der Markstrahlen. Sitzungsber. d. Kgl. Preuß. Akad. d. Wiss., Berlin 1882, S. 1093.

3) Detlefsen, a. a. O., S. 686.

4) Sie hatten also, zusammengesetzt, folgende Form: ⊏

geleitet und an der Oberseite derselben fixiert. Dabei war es natürlich gleichgültig, ob der Sproß die Bauch- oder Rückenflanke der Leiste zukehrte, nur mußte der Neuzuwachs, im letzten Fall unter Berücksichtigung besonderer Vorsichtsmaßregeln (s. S. 10), in derselben Orientierung aufgebunden werden. Als der Sproß das ganze Gestell entlang gewachsen war, wurde der Versuch abgebrochen und die anatomische Untersuchung vorgenommen. Diese ergab folgendes Bild:

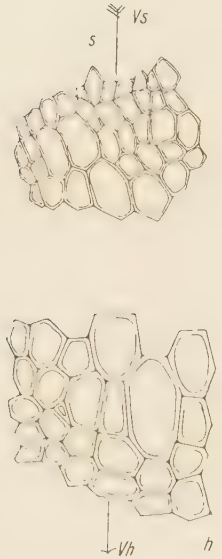

Fig. 8.
Teile des Holzkörpers aus einem horizontal wachsenden Sproß von *Ficus pumila*, dessen physikalische Oberseite im Experiment verdunkelt worden war. *h* = aus der hellen Unterseite, *s* = aus der gegenüberliegenden dunkleren Oberseite. *Vs*–*Vh* = Vertikale. Vergr. 240.

In dem längs der unteren Horizontalleiste gewachsenen Stengelteil, wo heliotrophes und geotrophes Reaktionsbestreben gleichsinnig wirkten, war der Erfolg im Vergleich mit dem an dem Vertikalstab nur unter dem Einfluß der unilateralen Beleuchtung entstandenen Sproßstück größer. Dies äußerte sich zunächst darin, daß die Exzentrizität des Holzkörpers sich stärker gestaltete, indem die Neubildung von Holzzellen auf der helleren Oberseite des horizontalen Stengelteils früher zum fast völligen Stillstand kam, als auf der entsprechenden Flanke jenes nur dem heliotrophen Reiz ausgesetzten Sproßabschnittes. So wies beispielsweise die Dorsalseite des letzteren 9—10 Reihen Holzzellen auf, während die bereits erwähnte helle Oberflanke, obgleich das zugehörige Stengelstück älter war, deren bloß 6—7 besaß. Dazu kam, daß die Differenzen sowohl hinsichtlich der Größe als auch der Membrandicke der auf Ober- und Unterseite des horizontalen Stengels entwickelten Holz- und Bastzellen etwas mächtiger ausgebildet waren als auf den unterschiedlich in die Dicke wachsenden Flanken des gleichaltrigen, vertikalen, unilateral beleuchteten Kontrollsprosses.

Die längs der oberen Horizontalleiste verlaufenden Internodien, in denen heliotrophes und geotrophes Reaktionsbestreben einander entgegengerichtet waren, ließen mit Beginn der Kambialtätigkeit zunächst eine Förderung der physikalischen Unterseite erkennen.

Auf dieser übertrafen die Holz- und Bastzellen an Zahl und auch an Größe, erstere außerdem an Wanddicke diejenigen der oberen Hälfte (s. Fig. 8). Die Bastzellen der Unterseite besaßen dünnere Membranen, während deren Lumen auf der gegenüberliegenden Flanke mit Verdickungsschichten reich ausgestattet war (s. Fig. 9). Alle diese Unterschiede waren aber kaum mehr als halb so beträchtlich wie auf den entsprechenden Seiten eines unilateral beleuchteten, gleichaltrigen, vertikalen Kontrollsprosses. Diese Gestaltung von Ober- und Unterseite behielt der Stengel etwa zwei Internodien hindurch bei, dann aber nahmen in dem anschließenden älteren Sproßteil die Unterschiede in bezug auf die Zahl der daselbst ausgebildeten Zellen, nicht aber hinsichtlich deren Größe und Wanddicke, die in der ursprünglichen Weise erhalten blieben, rasch ab, bis nach einem Stadium völliger Gleichheit auf der der Stütze anliegenden Stengelhälfte mehr Holz- und Bastzellen vorhanden waren. Es hatte also eine Verschiebung der Förderung von der hellen Unterseite nach der dunkleren oberen Flanke stattgefunden. Da aber, wie oben erwähnt wurde, die auf letzterer entstehenden Zellen kleiner waren als ihr gegenüber, so blieb das Mark, trotz größerer Zahl von Holzzellen auf der Oberseite, zunächst noch nach dieser verlagert. Indessen erfolgte fortan die Neubildung der Holz- und Bastzellen auf der erdwärts gekehrten Flanke außerordentlich sparsam, ihr gegenüber aber so reichlich, daß auch das Mark allmählich nach der Unterseite verlegt wurde. Nach alledem wird man also von der zunächst realisierten geringen Förderung der der Stütze abge-

Fig. 9.
Bastbündel aus einem horizontal wachsenden Sproß von *Ficus pumila*, dessen physikalische Oberseite im Experiment verdunkelt worden war. *h* = aus der hellen Unterseite, *s* = aus der gegenüberliegenden dunkleren Oberseite. *Vs*—*Vh* = Vertikale. Vergr. 240.

wandten Hälfte des Versuchssprosses schließlich nichts mehr wahrnehmen können.

Dieselben anatomischen Verhältnisse wie das eben beschriebene Stengelstück zeigte übrigens auch der im Versuch S. 24 außerhalb des Dunkelzylinders befindliche Sproßteil.

Wirkt in einem bereits anatomisch dorsiventralen Sproß der geotrophe Reiz dem heliotrophen entgegen, so wird das Querschnittsbild nach beendigtem Experiment etwas verschieden ausfallen, je nachdem man während des Versuchs die Bauch- oder Rückenflanke zur dunklen Oberseite gemacht hat. Im ersten Fall werden auf der zenitwärts schauenden Stengelhälfte vom Mark nach außen auf große, dünnwandige Holzzellen kleinere, etwas dickwandigere folgen, während im letzten Fall zuinnerst kleine, dickwandige liegen, denen sich größere, etwas dünnwandigere anschließen. Natürlich werden sich auch auf der hellen Unterseite die vor und nach Versuchsbeginn ausgebildeten Holzzellen in ohne weiteres einleuchtender Weise voneinander unterscheiden.

Wurden bisher unilaterale Beleuchtung und horizontale Lage miteinander kombiniert, so wirkte im folgenden Experiment außerdem gleichzeitig der kamptotrophe Reiz auf den Sproß ein, und zwar war die Versuchsanordnung so gewählt worden, daß das vereinigte kamptotrophe und geotrophe Reaktionsbestreben dem heliotrophen entgegengerichtet war.

Zu diesem Zweck wurde das jüngste Ende eines Sprosses von *Ficus pumila* in der Vertikalebene so gekrümmt, daß die die Konvexflanke darstellende Bauchseite zugleich physikalische Oberseite war. Hierauf wurde das gekrümmte Stengelstück an einem längs seiner Konvexflanke verlaufenden, in gleicher Weise gebogenen Holzstäbchen fixiert und von der Konkavseite her mittels eines auf dem Topfe der Versuchspflanze liegenden Planspiegels beleuchtet.

Nach 10 Wochen (28. Mai bis 9. August), während derer die Pflanze 15 cm Zuwachs gebildet hatte, wurde der Versuch abgebrochen und das anatomische Studium der Krümmungszone vorgenommen. Dieses ergab, daß der Sproß Holz und Bast innerhalb derselben auf der dunkleren Konvexflanke deutlich gefördert hatte. Auf dieser waren durchschnittlich 28 Zellreihen Holz vorhanden, während die helle Konkavseite deren nur 18—19 aufwies. Es war also auch dem vereinigten geotrophen und kamptotrophen Reaktionsbestreben entgegen die dunklere Sproßhälfte gefördert worden.

Dabei waren wiederum, wie auch in den letzterwähnten Experimenten (s. S. 30 ff.), die Holzzellen auf der bevorzugten Seite kleiner und dünnwandiger, die Bastzellen kleiner und dickwandiger als ihr gegenüber, während ja die unter dem Einflusse eines einzigen oder auch mehrerer gleichsinnig wirkender Reize geförderte Stengelhälfte die größeren Holz- und dickwandigeren Bastzellen besitzt.

Der jenseits der Krümmungszone gelegene ältere, vertikal gerichtete Stengelteil, der, seine Bauchseite dem aufrechten Stück des Holzstäbchens zukehrend, an diesem fixiert worden war, hatte die Ventralhälfte während des Experiments natürlich weiter gefördert. Die helle Rückenflanke wies aber daselbst durchschnittlich nur 12 Zellreihen Holz auf im Gegensatz zu den 18—19 innerhalb der Krümmungszone.

Mit vorstehenden Untersuchungen ist der Nachweis erbracht, daß ein Sproß von *Ficus pumila*, wenn dessen different beleuchtete Seiten außerdem gleichzeitig unter dem Einfluß des geotrophen oder kamptotrophen Reizes stehen, eine Förderung des Holzes und Bastes auf der dunkleren Flanke realisiert. Dies ist ja selbstverständlich, wenn die auf den Stengel einwirkenden Reize alle gleichsinnige Reaktionsbestrebungen auslösen. In diesem Falle treten die Differenzen der beiden antagonistischen Seiten stärker in die Erscheinung als unter einer gleich langen Einwirkung eines einzigen Reizes.

Aber auch dann, wenn das geotrophe oder das kamptotrophe Reaktionsbestreben oder auch beide zusammen dem heliotrophen entgegengerichtet sind, wenn also die der Stütze anliegende Stengelseite zugleich physikalische Ober- oder Konvexflanke oder auch konvexe Oberseite ist, kommt es zu einer Förderung derselben. Dabei weist die in diesem Falle sich schwächer gestaltende Exzentrizität des Holzkörpers, wie auch die spezifische, vom gleichaltrigen, unilateral beleuchteten Vertikalsproß abweichende Ausgestaltung der auf der gehemmten und ihrer Gegenflanke vorhandenen Holz- und Bastzellen darauf hin, daß dieser Erfolg einen kombinierten Reizeffekt darstellt.

Gleichzeitig muß aus der Art dieser resultierenden Reaktion geschlossen werden, daß der heliotrophe Reiz bei den angewandten Beleuchtungsdifferenzen an Intensität des Reaktionsbestrebens dem Einflusse der horizontalen Lage oder der gewaltsamen Krümmung, oder auch dem vereinigten Einflusse beider Reize bedeutend überlegen ist.

Des weiteren ist nach Vorstehendem klar, daß ein der Natur entnommener *Ficus*-Sproß, insoweit er einseitig beleuchtet ist, und dies trifft ja allermeist zu, immer eine Förderung des Holzes und Bastes auf der dunkleren Hälfte aufweisen muß, welche Orientierung dieselbe im Raume auch sonst haben mag. So wird es verständlich, wie Massart[1]) dazu kam, den Einfluß der Lage auf das Dickenwachstum der *Ficus*-Stengel abzulehnen.

Erkennbare Bedingung für die vorzüglich in der Rinde der Rückenseite des kletternden Sprosses von *Ficus pumila* stattfindende Ausbildung von Sklerenchymzellen.

Bei den orientierenden Beobachtungen über den Gegenstand fiel es auf, daß diejenigen Sprosse, die die Wand des als Vermehrungsraum dienenden Gewächshauses bedeckten, das sich durch den hohen Feuchtigkeitsgehalt der Luft hauptsächlich von den anderen Häusern unterschied, nur spärliche, ja mitunter gar keine sklerenchymatischen Elemente in der Rinde besaßen, während sie in viel reicherem Maße jenen Stengeln eigen waren, die an der Wand eines luftigen Palmenhauses kletterten. Da es daher möglich war, daß die in jenen Räumen herrschenden differenten Feuchtigkeitsverhältnisse zu der abweichenden Ausbildung der Sklerenchymzellen in irgend einem Zusammenhang standen[2]), wurden folgende Versuche angestellt:

Das 6 cm lange Ende eines 30 cm langen Sprosses wurde, seine Bauchseite einer Holzleiste zukehrend, an dieser aufgebunden und hierauf der Stab und der daran fixierte Stengelteil in ein mit Wasser beschicktes Glaßgefäß vertikal eingestellt. Mittels eines Statives wurde der Stab in dieser Lage festgehalten. Da aber das Wachstum des Sprosses bei völligem Untertauchen nicht merklich vor sich ging, wurde die Wasserhöhe im Gefäß so reguliert, daß

1) Massart, a. a. O., S. 39.

2) Siehe hierzu: Kohl, Die Transpiration der Pflanzen und ihre Einwirkung auf die Ausbildung pflanzlicher Gewebe, 1886. — Wollny, Untersuchungen über den Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf das Wachstum der Pflanzen. Forsch. Agr., Bd. XX, Heft 4, 1898, S. 397. — Burgerstein, Die Transpiration der Pflanzen, Jena 1904; daselbst auch Literatur. — Goebel, Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen, 1908, S. 30. — Flaskämper, Untersuchungen über die Abhängigkeit der Gefäß- und Sklerenchymbildung von äußeren Faktoren nebst einigen Bemerkungen über die angebliche Heterorhizie bei Dikotylen. Flora, 1910, S. 381.

immer das jüngste, 2 cm lange Ende des Stengels aus dem Wasser hervorragte. Der Sproß bildete auf diese Weise in 7 Wochen (20. Mai bis 12. Juli) 10 cm Neuzuwachs, die auch an der Stütze fixiert worden waren. Zu diesem Zeitpunkt wurde das Experiment, da sich die im Wasser befindlichen Blätter zu verfärben begannen, abgebrochen.

Eine zweite Versuchanordnung bestand darin, daß mehrere Topfpflanzen, jede für sich, in ein gewöhnliches Einmacheglas eingestellt wurden, dessen Boden ständig stark feucht gehaltener Sand bedeckte und über das noch zur Erzielung eines möglichst dampfgesättigten Raumes eine mäßig größere Glasglocke gestülpt wurde, ohne dabei den Gaswechsel zwischen Kulturgefäß und Außenluft zu verhindern.

Die Pflanze bildete in 9 Wochen (23. Mai bis 1. August) 21 cm Neuzuwachs. Die anatomische Untersuchung des bei einseitiger Beleuchtung entstandenen Zuwachses ergab, daß in keiner der beiden Versuchsreihen, weder auf der Bauch- noch auf der Rückenseite, Sklerenchymzellen ausgebildet worden waren. Fügen wir noch hinzu, daß andererseits die im luftigen Palmenhaus kletternden Sprosse, wenn sie, teilweise von der Stütze losgelöst, frei herabhingen, daselbst meist im Umkreis der ganzen Rinde gleichmäßige Sklerenchymbildung aufwiesen, wie dies ferner auch bei den auf dem Klinostaten anatomisch radiär werdenden Stengeln (s. S. 14) der Fall war. Der Klinostat hatte, um eine schädliche Einwirkung hoher Luftfeuchtigkeit auf sein Antriebswerk zu vermeiden, in einem mäßig feuchten Raume Aufstellung gefunden.

Aus den vorstehenden Ausführungen ist zu schließen, daß zwischen der atmosphärischen Feuchtigkeit und der Sklerenchymbildung eine gewisse Abhängigkeit besteht, derart, daß dieselbe beim Überschreiten eines bestimmten Feuchtigkeitsmaximums nicht mehr stattfindet. Und daß wir die Sklerenchymzellen häufig nur auf der der Stütze abgewandten Hälfte des Klettersprosses vorfinden, hängt offenbar damit zusammen, daß auf der Ventralflanke desselben jenes Feuchtigkeitsmaximum schon überschritten, während es ihr gegenüber noch nicht erreicht ist.

In der Tat ist ja auf der freien Rückenseite des Sprosses die physikalische Verdunstungsgröße infolge der daselbst wirksameren Luftbewegungen und der Bestrahlung durch die Sonne sicherlich beträchtlicher als auf der der Stütze zugewandten Hälfte.

In welcher Weise die abweichenden Feuchtigkeitsverhältnisse die Ausbildung der Sklerenchymzellen veranlassen oder unterdrücken, vermögen wir nicht anzugeben. Es sei nur darauf hingewiesen, daß die auf der Ventral- und ihrer Gegenseite ungleiche Verdunstung dort Verschiedenheiten in den Transpirationsverhältnissen hervorruft, und zwar wird die Transpiration dadurch auf der freien Dorsalflanke des Sprosses beträchtlicher, wo sie außerdem noch rein physiologisch durch die Sonnenbestrahlung gesteigert wird. Diese differenten Transpirationsverhältnisse sind zweifellos von Einfluß auf den Turgeszenzzustand der Zellen, und es wäre nicht unmöglich, daß diese abweichenden Turgeszenzzustände der Zellen irgendwie bei der Sklerenchymbildung beteiligt sind. Es sei im Zusammenhang mit den letzten Ausführungen auf die interessanten Untersuchungen von Livingstone[1]) und Mac Callum[2]) verwiesen; beiden Forschern gelang es, in einigen Fällen den differenten Turgeszenzzustand der Zellen einer Pflanze als Ursache für deren verschiedene formative Tätigkeit nachzuweisen.

Insofern Transpirationsverhältnisse für die Sklerenchymbildung in den *Ficus*-Stengeln in Betracht kommen, ist natürlich auch deren unilaterale Beleuchtung, da sie die Transpiration in mannigfacher Weise beeinflußt, für diese Erscheinung von Bedeutung.

Es sei noch hinzugefügt, daß die Versuchssprosse in beiden Experimenten durchweg exzentrisch in die Dicke gewachsen waren unter Förderung der im Versuch dunkleren Flanke. Dabei waren allerdings auf den beiden antagonistischen Seiten die Unterschiede in der Größe und Wanddicke der Holz- und Bastzellen nicht so beträchtlich wie auf den entsprechenden Hälften eines gleichaltrigen, in Luft wachsenden, vertikalen Kontrollstengels. Es ist daher möglich, daß durch die auf Bauch- und Rückenseite des kletternden Luftsprosses ungleichen Feuchtigkeitsverhältnisse (s. S. 35 ff.) die unter dem Einflusse des heliotrophen Reizes erreichten Differenzen in der Membrandicke und Größe der Holz- und Bastzellen noch verstärkt werden.

1) Livingstone, On the nature of the stimulus which causes the change of form in polymorphic green Algae. Bot. Gazette, 1900, Vol. XXX, S. 289.

2) Mac Callum, On the nature of the stimulus causing the change of form and structure in *Proserpinaca palustris*. Contributions from the Hull Botan. Laboratory. Bot. Gazette, Vol. XXXIV, 1902, S. 93.

Die das asymmetrische Dickenwachstum der Wurzeln von *Ficus pumila* hervorrufenden Faktoren.

Die Wurzeln sind in mancher Beziehung besser geeignet zur experimentellen Ermittelung der Bedingungen der asymmetrischen Gewebebildung als die Stengel, da bei ihnen die Herstellung gleicher äußerer Wachstumsverhältnisse (Wärme, Feuchtigkeit, Licht) leichter erzielt werden kann, ohne daß dabei ihre normale Entwicklung beeinträchtigt wird. Trotz dieser Vorteile gegenüber einem beblätterten Sproß sind Untersuchungen, die über das exzentrische Dickenwachstum der Stämme und Aste so zahlreich vorgenommen wurden (s. S. 6 ff.), über die gleiche Erscheinung bei Wurzeln nur sparsam vorhanden und beschränken sich fast ausschließlich auf die nichtvertikalen Erdwurzeln.

So ist bei diesen nach Hofmeister[1]), aus gleichen Gründen wie bei den geneigten Ästen, Holz und Bast meist auf der oberen Flanke gefördert, während Kny[2]) in Übereinstimmung mit Mohl[3]) an schiefgerichteten Wurzeln zwar asymmetrisches Dickenwachstum findet. ohne jedoch, infolge der völlig regellosen Orientierung desselben, irgendwelche Beziehungen zu bestimmten Reizursachen ermitteln zu können.

Nach Lämmermayr[4]) wiederum sind aus nicht näher angegebenen Gründen die von der Vertikalen abweichenden Wurzeln aller Pflanzen an der Ursprungsstelle auf der zenitwärts blickenden, weiterhin aber auf der Unterseite gefördert.

Kny[5]) findet späterhin bei gewaltsam gekrümmten Wurzeln von *Vicia Faba* innerhalb der Krümmungszone das Mark exzentrisch nach der Konvexflanke verlagert und Massart[6]) endlich stellt ungleichmäßiges Dickenwachstum in den Luftwurzeln von *Ficus repens* fest und kennzeichnet dasselbe als photoanisopachynose descendante (s. S. 17, Anm. 8).

Die unmittelbar unter den Knoten am Sproß von *Ficus pumila* entstehenden unilateral beleuchteten Luftwurzeln werden mit Beginn

1) Hofmeister, a. a. O., S. 600.

2) Kny, a. a. O., 1882, S. 44.

3) Mohl, a. a. O.

4) Lämmermayr, Beiträge zur Kenntnis der Heterotrophie von Holz und Rinde. Ber. d. K. Akad. d. Wiss. zu Wien, 1901, math.-naturw. Klasse, Bd. 110 (I), S. 29.

5) Kny, a. a. O., 1902, S. 80.

6) Massart, a. a. O., S. 43.

des sekundären Dickenwachstums anatomisch dorsiventral, und zwar wird auf ihrer dunkleren Hälfte Holz und Bast gefördert; es ist dabei gleichgültig, ob die Wurzeln mit einer Stütze in Berührung stehen oder nicht (s. Fig. 10). In gleicher Weise, wie der Sproß derselben Pflanze, besitzt auch die Wurzel auf der geförderten Flanke größere und dünnwandigere Holz-, aber größere und dickwandigere Bastzellen als ihr gegenüber (s. Fig. 11). Indessen werden die Differenzen nie so beträchtlich wie im einseitig beleuchteten Stengel. Ferner bleiben die Unterschiede in bezug auf die Membranstärke der Bastzellen nur kurze Zeit (sie lassen sich etwa 10—16 cm weit verfolgen) erhalten, um sich dann allmählich, in-

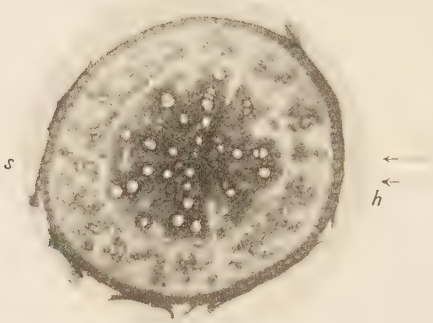

Fig. 10.
Querschnitt durch eine der Natur entnommene vertikale Luftwurzel von *Ficus pumila*. Die Beleuchtungsrichtung ist durch die Pfeile angedeutet. Also s = die der Stütze zugekehrte dunklere, h = die ihr gegenüberliegende freie, hellere Hälfte. Vergr. 46.

folge zunehmender Wanddicke bei den Zellen der helleren Flanke immer mehr auszugleichen, bis schließlich alle Bastzellen ringsum gleichmächtige Membrane besitzen.

Daß auch für das exzentrische Dickenwachstum der Luftwurzeln von *Ficus pumila* einseitige Beleuchtung eine notwendige Bedingung ist, darauf deuten ohne besonderen Versuch jene Luftwurzeln hin, die lotrecht abwärts wachsend auf den Erdboden auftreffen und in diesen eindringen. Behalten sie daselbst die vertikale Orientierung bei und stoßen sie nicht auf Hemmungswiderstände, wie z. B. andere im Dickenwachstum befindliche Wurzeln, denen sie nicht ausweichen können, so werden sie in Tiefen, in denen sie von keinen Licht-

strahlen mehr erreicht werden, anatomisch völlig radiär. Die Größe und Wanddicke der Holz- und Bastzellen hält dann ungefähr die Mitte zwischen ihrer maximalen und minimalen Ausbildungsweise auf der geförderten resp. gehemmten Flanke der ungleich beleuchteten Wurzel.

Daraus aber, daß die in den Erdboden eingedrungenen, dem Lichte entzogenen und schiefgerichteten Wurzeln (sie befanden sich 20—30 cm unter der Erdoberfläche) nicht anatomisch radiär werden, sondern auch weiterhin exzentrisch in die Dicke wachsen unter Förderung der jeweiligen Unterseite, geht hervor, daß auch die schiefe Lage allein den Wurzeln ungleichmäßige sekundäre Gewebebildung aufzudrängen vermag.

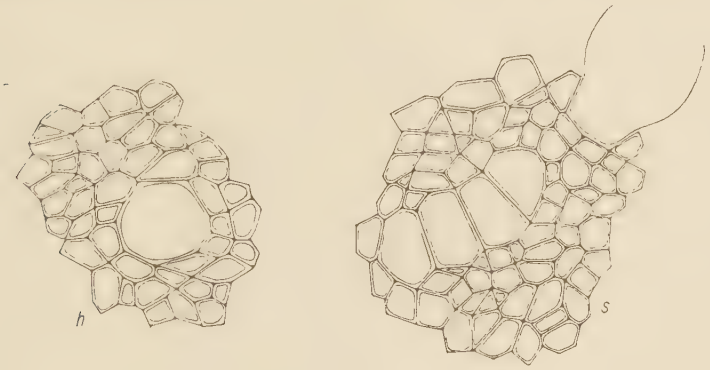

Fig. 11.
Teile des Holzkörpers einer der Natur entnommenen vertikalen Luftwurzel von *Ficus pumila*. *h* = aus der belichteten, *s* = aus der gegenüberliegenden dunkleren Hälfte. Vergr. 425. Aus Fig. 10.

Wenn auch der Einfluß der gewaltsamen Krümmung auf das Dickenwachstum der *Ficus*-Wurzeln nicht eigens untersucht wurde, so ist es doch nach ihrem bisher erörterten und mit den Sprossen übereinstimmenden Verhalten sehr wahrscheinlich, daß auch die Zwangskrümmung in ihnen die anatomische Dorsiventralität realisieren wird.

Die Klettersprosse und Luftwurzeln von *Ficus scandens* und *Ficus barbata* zeigen hinsichtlich ihrer anatomischen Dorsiventralität, abgesehen von den früher erwähnten Abweichungen (s. S. 6), ein mit *Ficus pumila*[1]) übereinstimmendes Verhalten, und es ist deshalb nicht nötig, näher darauf einzugehen.

1) *Ficus pumila* ist übrigens im hiesigen Gewächshaus in zwei Formen vorhanden, einmal als an den Mauern emporkletternde Pflanze, dann aber ist sie noch unter der

Anschließende Beobachtungen.

In den vorliegenden Untersuchungen ist als erkennbare Bedingung für die asymmetrische Ausbildung des Holzes und Bastes in den vertikalen Stengeln und Wurzeln einiger Feigenarten deren unilaterale Beleuchtung festgestellt worden. In den nachfolgenden Ausführungen sollen noch einige andere Pflanzen besprochen werden, deren Sprosse in ähnlicher Weise unter dem Einflusse einseitigen Lichtes exzentrisch in die Dicke wachsen.

Hedera helix.

Der Kletterspross von *Hedera helix* zeigt schon äußerlich mancherlei Übereinstimmung mit dem der geschilderten Feigenarten. In gleicher Weise an den Stützen emporkletternd, kommen auch bei ihm die Haftwurzeln, mit denen er sich an diesen festhält, auf der der Stütze zugewandten Flanke zur Entwicklung.

Ferner besitzt er, abgesehen von dem Heliostrophismus der Feigensprosse (s. S. 9), ein ähnliches heliotropisches Verhalten wie diese, indem er sich sehr schwachem Lichte zukrümmt, stärkeres aber flieht und dabei seine beleuchtete Seite konvex gegen das Licht biegt, so daß er eine Transversalstellung zu diesem einnimmt[1]).

Aber auch in seinem Dickenwachstum gleicht er dem *Ficus*-Stengel. Der Querschnitt durch ein Sproßstück, in dem das Kambium seine Tätigkeit noch nicht begonnen hat, läßt eine ringsum völlig übereinstimmende Ausbildung des Holzes und Bastes erkennen. Differenzen weist nur das Rindenparenchym und Kollenchym auf. Die Zellen dieser Gewebe sind auf der Rückenseite kleiner und dickwandiger als ihr gegenüber, doch erreichen die Unterschiede nicht im entferntesten den von Bücher[2]) für andere Pflanzen angegebenen Wert.

Bezeichnung *Ficus stipulata hort.* in Töpfen anzutreffen. Sie bedeckt dieselben mit einem dichten Gestrüpp ihrer nur durch ihr zwerghaftes Aussehen von den kletternden Individuen unterschiedenen Sprossen. Daß es sich in beiden Fällen um *Ficus pumila* L. handelt (natürlich um sterile Triebe, da fertile Sprosse in unseren Breiten scheinbar nie ausgebildet werden), wurde mir auch von Herrn Dr. Renner-München bestätigt, dem ich an dieser Stelle für die liebenswürdige Nachbestimmung danken möchte.

1) Siehe hierzu Sachs, Über orthotrope und plagiotrope Pflanzenteile. Arbeiten d. Bot. Instituts zu Würzburg, II. Bd., 1882, S. 257. — Ferner Tobler, Die Gattung *Hedera*. Studien über Gestalt und Leben des Efeus, seine Arten und Geschichte, 1912, S. 91 ff.

2) Bücher, a. a. O.

Mit beginnender Kambialtätigkeit aber entstehen auf der Bauchflanke des Sprosses, gleichgültig, ob sie der Stütze nur zugewandt ist oder diese auch berührt, mehr Holz- und Bastzellen (s. Fig. 12), die außerdem um die Hälfte größer, erstere auch dünnwandiger sind als auf der gegenüberliegenden Seite[1]). Die Bauchseite ist ferner an Gefäßen reicher. Die Bastzellen, die sich an der äußeren Grenze des Phloems zu Gruppen sammeln, die sich zusammenschließen und einen um die Gefäßbündel herumlaufenden Ring bilden, besitzen auf der Dorsalflanke nur halb so mächtige Membranen als auf der Ventralseite. Die Differenzen hinsichtlich der Ausbildungsweise wie auch der Zahl der auf der helleren und dunkleren Hälfte vorhandenen Holz- und Bastzellen sind also bei

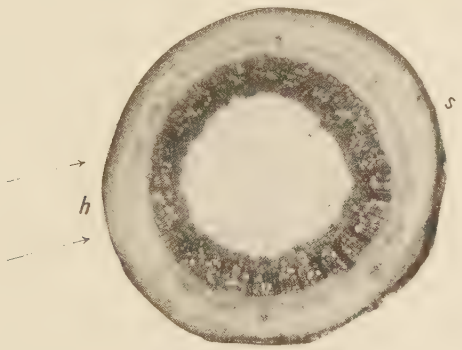

Fig. 12.
Querschnitt durch einen im ersten Jahre stehenden vertikalen Klettersproß von *Hedera helix*. Die Beleuchtungsrichtung ist durch die Pfeile angedeutet. Also s = die der Stütze zugekehrte dunklere, h = die ihr gegenüberliegende freie, hellere Stengelhälfte. Vergr. 15.

Hedera helix nicht so beträchtlich wie auf den entsprechenden Flanken eines gleichaltrigen, unilateral beleuchteten *Ficus*-Sprosses.

Ferner werden die Unterschiede in bezug auf die Wanddicke der Holzzellen mit zunehmendem Alter derselben etwas geringer, bleiben aber immer noch deutlich erhalten. Die Abweichungen in der Membranstärke der Bastzellen hingegen gleichen sich allmählich ganz aus (s. S. 5 dieselbe Erscheinung bei *Ficus pumila*).

1) Schlicke (a. a. O., S. 18) fand die Efeutriebe auf der der Stütze abgewandten Seite gefördert; Verf. fand diese Angabe in keinem einzigen Falle bestätigt.

Es sei noch hinzugefügt, daß es auf der Bauchseite des Efeustengels früher zur Ausbildung eines faszikularen und interfaszikularen Kambiums kommt als ihr gegenüber, und die Initialenschicht hat hier schon mehrere tangentiale Teilungen erfahren, wenn der Kambiumring durch die anschließenden Kambialzellen der Rückenflanke eben vollständig geschlossen wird.

Um den Einfluß des unilateralen Lichtes auf das Dickenwachstum der Efeustengel nachweisen zu können, wurde der Sproß

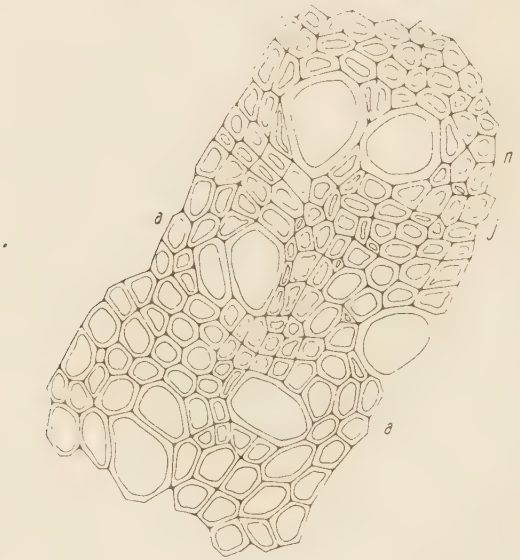

Fig. 13.
Stück des Holzkörpers aus der Ventralseite eines vertikalen, im Experiment von der Bauchseite her einseitig beleuchteten, bei Versuchsbeginn bereits anatomisch dorsiventralen Kletterstes von *Hedera helix*. a = die vor, n = die nach Anfang des Experiments entstandenen Zellen. Bei j = Jahresgrenze. Vergr. 425.

einer Topfpflanze, seine Rückenseite einer vertikalen Holzleiste zukehrend, an dieser aufgebunden und auf diese Weise von der Bauchflanke her beleuchtet. Als nach 6 Wochen (5. Juni bis 17. Juli), in denen die Pflanze 19 cm gleichfalls an der Stütze fixierten Neuzuwachs gebildet hatte, die anatomische Untersuchung desselben vorgenommen wurde, zeigte sich, daß in ihm das Mark exzentrisch nach der helleren Seite verlagert worden war. Dabei waren auf

der dunkleren Stengelhälfte nicht nur mehr, sondern auch größere, dünnwandigere Holz-, aber größere und dickwandigere Bastzellen ausgebildet worden als ihr gegenüber.

Aber nicht allein im Neuzuwachs, sondern auch im ganzen übrigen Sproßteil erfolgte, wie die Untersuchung lehrte, die Umkehrung der anatomischen Dorsiventralität. Hierbei kam es, wie dies auch schon für die *Ficus*-Stengel beschrieben wurde (s. S. 11 ff.), auf Bauch- und Rückenseite des Sprosses zwischen den vor und

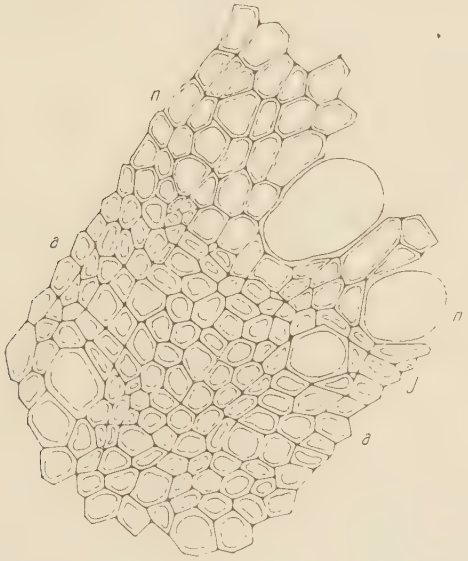

Fig. 14.

Stück des Holzkörpers aus der im Experiment dunkleren Dorsalseite eines von der Bauchflanke her einseitig beleuchteten, vertikalen Klettersprosses von *Hedera helix*, der bei Versuchsbeginn bereits anatomisch dorsiventral war. *a* = die vor, *n* = die nach Anfang des Experiments ausgebildeten Zellen. Bei *j* = Jahresgrenze. Vergr. 425.

nach Anfang des Experiments ausgebildeten Holzzellen zu einer deutlichen Grenze (s. Fig. 13 und 14).[1])

Vorstehender Versuch lehrt, daß auch die Dorsiventralität der Triebe von *Hedera helix* nur labil sein kann.

1) Die Versuche wurden mit gleichem Erfolge sowohl mit der groß-, als auch mit der kleinblätterigen Art von *Hedera helix* angestellt.

Daß fernerhin unilaterale Beleuchtung der Efeustengel nicht nur räumlich orientierend auf deren Gewebeasymmetrie einwirkt, sondern eine unerläßliche Bedingung für ihr Zustandekommen ist, zeigten jene Triebe derselben Versuchspflanze, deren jüngere Internodien frei so herabhingen, daß es zu beträchtlichen Lichtdifferenzen auf ihren verschiedenen Seiten nicht kam, und die in diesen Teilen anatomisch radiär geblieben waren. Die ausgewachsenen Holz- und Bastzellen hielten dann sowohl hinsichtlich ihrer Größe als auch ihrer Membrandicke ungefähr die Mitte zwischen ihrer maximalen und minimalen Ausbildungsweise im exzentrisch in die Dicke gewachsenen Stengel.

Gleichzeitig aber lehren die anatomisch radiären Sproßteile, daß der zur Realisierung der Gewebeasymmetrie notwendige Beleuchtungsunterschied antagonistischer Sproßflanken bei *Hedera helix* offenbar größer sein muß als bei *Ficus pumila*; denn diese hatten unter gleichen Umständen das unregelmäßige Dickenwachstum der Stengel beibehalten.

Daß ferner neben der differenten Beleuchtung der Efeusprosse auch deren horizontale Lage auf ihr Dickenwachstum von Einfluß ist, bewiesen jene der Natur entnommenen Stengel, die, an einer Mauer emporkletternd, die Höhe derselben erreicht hatten und nunmehr, ihre Bauchseite deren horizontaler Oberfläche angedrückt, diese entlang wuchsen. Die anatomische Untersuchung des wagerechten Stengelstückes ergab, daß der Reaktionserfolg in ihm sowohl hinsichtlich der verschiedenen Zahl als auch der besonderen Merkmale der auf Bauch- und Rückenflanke ausgebildeten Holz- und Bastzellen größer war als in einem gleichaltrigen, nur unilateral beleuchteten Vertikalsproß; im horizontalen Stück waren offenbar einseitiges Licht und wagerechte Lage bestrebt, dessen sekundäre Gewebebildung im gleichen Sinne zu verändern.

Aber auch der gegenteilige Fall, daß nämlich die Bauchseite des horizontalen Sproßteiles dunkle Oberseite ist, wird sich in der Natur sehr häufig auffinden lassen; beispielsweise dann, wenn der an einer Mauer emporkletternde Trieb an einen vorstehenden Stein stößt und nun, mit der Bauchhälfte an dessen horizontale Unterfläche angeheftet, diese entlang läuft. Das anatomische Studium eines solchen Sproßstückes zeigte zwar durchweg eine Förderung der dunkleren Oberseite, doch wies der Reaktionserfolg, der jenem kombinierten Reizeffekt analog war, wie er in einem unter gleichen Verhältnissen wachsenden *Ficus*-Sproß eintrat (s. S. 31), auf das

gleichzeitig vorhandene, dem heliotrophen entgegengerichtete geotrophe Reaktionsbestreben hin.

Cissus antarctica.

In den Sprossen dieser mit Ranken an den Stützen emporkletternden, zu der Familie der Vitaceen gehörigen Pflanze ist das Mark sehr stark exzentrisch nach der Rückenseite verlagert, infolge einer ausgiebigen Förderung des Holzes und Bastes auf der der Stütze zugekehrten Flanke (s. Fig. 15). Für das Zustandekommen der anatomischen Dorsiventralität ist es gleichgültig, ob der Sproß die Stütze berührt oder dieser nur genähert ist.

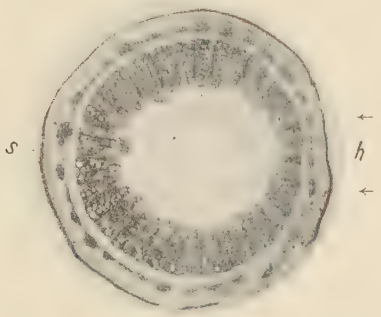

Fig. 15.
Querschnitt durch einen im ersten Jahre stehenden vertikalen Kletterspross von *Cissus antarctica*. Die Beleuchtungsrichtung ist durch die Pfeile angedeutet. Also s = die der Stütze zugekehrte dunklere, h = die ihr gegenüberliegende freie, hellere Stengelhälfte. Vergr. 14.

Wie in allen früher beschriebenen Fällen, so wird auch in den *Cissus*-Stengeln die Asymmetrie in Holz und Bast erst mit Beginn der Kambialtätigkeit entwickelt, während von den Primärgeweben nur die Rindenparenchym- und Kollenchymzellen ähnliche Differenzen aufweisen wie in den Efeutrieben (s. S. 40).

Von den bisher untersuchten Objekten unterscheiden sich die Sprosse von *Cissus antarctica* in anatomischer Hinsicht dadurch, daß bei ihnen die größeren und dünnwandigeren Holzzellen auf der gehemmten Rückenflanke ausgebildet werden (in Fig. 17 mit a bezeichnet), während auf der geförderten, gefäßreicheren Bauchhälfte die entsprechenden Zellen durchschnittlich um die Hälfte kleiner und mindestens noch einmal so dickwandig sind (in Fig. 17 mit n bezeichnet).

Die Bastzellen, die hinsichtlich ihrer Größe und Membranstärke keine konstanten Unterschiede erkennen lassen, sammeln sich an der äußeren Grenze des Phloems zu Gruppen, die sich eng zusammenschließen und auf der der Stütze zugewandten Stengelseite ausgeprägte Sichelform annehmen, während sie auf der gegenüberliegenden Flanke losere, mehr tangential gestreckte Bündel darstellen.

Um den etwaigen Einfluß der einseitigen Beleuchtung des Stengels auf sein Dickenwachstum nachzuweisen, wurde ein Sproß so an einer vertikalen Holzleiste fixiert, daß er dieser dabei seine

Fig. 16.

Querschnitt durch einen vertikalen, 9 Wochen lang von der Bauchseite her beleuchteten, bei Versuchsbeginn bereits anatomisch dorsiventralen Kletterspross von *Cissus antarctica*. Die Pfeile deuten die Beleuchtungsrichtung während des Experiments an. Ursprünglich wurde der Stengel bei *h*, im Versuch aber bei *r* gefördert. Vergr. 15.

Dorsalseite zukehrte. Es sei noch hinzugefügt, daß die *Cissus*-Triebe sehr stark heliostrophisch sind (s. S. 9). Nach 8 Wochen (2. Mai bis 2. Juli), in denen die Pflanze 18,5 cm in gleicher Weise an der Stütze befestigten Neuzuwachs gebildet hatte, wurde die anatomische Untersuchung desselben vorgenommen, die ergab, daß unter den im Versuch gebotenen Beleuchtungsverhältnissen das Mark exzentrisch nach der helleren Flanke verlagert, daß also die im Experiment dunklere Dorsalseite gefördert worden war. Auf dieser waren nunmehr die Holz- und Bastzellen zahlreicher, dabei kleiner und dickwandiger als ihr gegenüber.

Die Umkehr der anatomischen Dorsiventralität erfolgte nicht nur im Neuzuwachs, sondern auch im ganzen übrigen älteren Sproßteil, woselbst sich die vor und nach Versuchsanfang ausgebildeten Holzzellen deutlich voneinander unterschieden, wie dies schon bei anderen Objekten (s. S. 11 und 43) konstatiert werden konnte (s. Fig. 16 und 17).

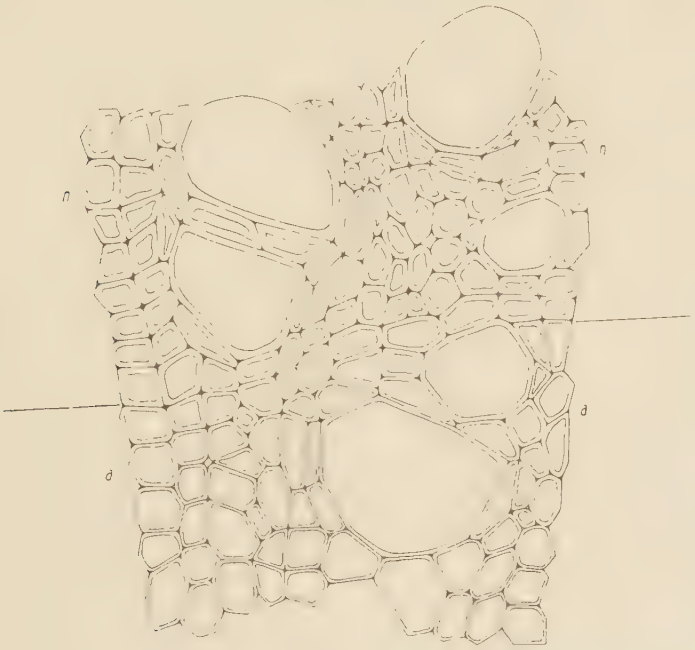

Fig. 17.

Stück des Holzkörpers aus der im Experiment dunkleren Dorsalseite eines vertikalen, von der Bauchflanke her einseitig beleuchteten, bei Versuchsbeginn bereits anatomisch dorsiventralen Kletterssprosses von *Cissus antarctica*. *a* = die vor, *n* = die nach Anfang des Experiments ausgebildeten Zellen. Vergr. 425.

Daß auch in den Sprossen von *Cissus antarctica* das unilaterale Licht nicht nur räumlich orientierend auf deren asymmetrische Gewebebildung einwirkt, sondern eine unerläßliche Bedingung für das Zustandekommen derselben ist, darauf wiesen jene Stengel hin, die teilweise frei so von ihrer Stütze herabhingen, daß sie in jenen Zonen eine beträchtliche differente Beleuchtung gegenüberliegender Seiten nicht erfuhren und die daselbst fast völlig gleichmäßiges Dickenwachstum zeigten. Hieraus wäre ferner zu folgern, daß auch

für die *Cissus*-Triebe offenbar zur Realisierung des exzentrischen Dickenwachstums eine größere Lichtdifferenz auf antagonistischen Flanken notwendig ist als für die Feigensprosse.

Arctostaphylos uva ursi.

Sicherlich wird auch die asymmetrische Gewebebildung in den Stämmchen dieser zur Familie der Ericaceen gehörigen Pflanze bedingt durch die auf den ungleichmäßig in die Dicke wachsenden Flanken vorhandene abweichende Beleuchtung. Wenn darüber (besagte Pflanze stand nicht zur Verfügung) auch keine Untersuchung vorgenommen wurde, so folgt es doch zweifellos aus den nachstehend zitierten Worten Knys[1]):

„Bei einer großen Anzahl (gegen 100) im Ober-Engadin von mir untersuchten Exemplaren trat die Hyponastie (s. S. 17, Anm. 7 d. Verf.) an horizontalen Stämmchen mit wenigen Ausnahmen sehr deutlich hervor . . . . . Doch zeigte sich auch an genau vertikalen Stämmchen, falls diese einem felsigen Substrat genähert waren, die dem letzteren zugekehrte Seite der Regel nach erheblich stärker entwickelt als die ihm abgekehrte freie Seite."

Mit der „Annäherung des Stämmchens an das Substrat" ist eben als erkennbare Abweichung von den Lebensbedingungen des gleichmäßig beleuchteten, vertikalen und anatomisch radiären Sprosses eine differente Beleuchtung der dem Substrat zu- und abgewandten Flanke gegeben, die das exzentrische Dickenwachstum als Reaktion auslösen wird.

Ob die plagiotrope Lage den Stämmchen auch ungleichmäßiges Dickenwachstum aufzudrängen vermag, läßt sich aus Knys Worten nicht erschließen. Es wäre wohl möglich, doch ist zu bedenken, daß mit der Schiefstellung der Achsen gewöhnlich eine differente Beleuchtung ihrer Ober- und Unterseite verbunden ist, die an sich schon genügen könnte, die anatomische Dorsiventralität in ihnen zu realisieren.

Ampelopsis radicantissima.

Die Sprosse dieser zur Familie der Vitaceen gehörigen Pflanze klettern mittels an den Rankenspitzen sich bildenden Haftballen[2])

1) Kny, a. a. O., 1882, S. 12, Anmerkung.

2) Lengerken, Die Bildung der Haftballen an den Ranken einiger Arten der Gattung *Ampelopsis*. Bot. Ztg., Bd. 43, 1885, S. 385.

an den Stützen empor, wobei sie die Sprossenenden hakenförmig von der Stütze wegkrümmen.

Die Stengel werden unter lebhafter Förderung des Holzes und Bastes auf der Bauchseite schließlich sehr stark anatomisch dorsiventral (s. Fig. 18, S. 50), wobei es ohne Belang bleibt, ob die Ventralhälfte die Stütze berührt oder ihr nur genähert ist. Holz- und Bastzellen zeigen auf der Bauch- und Rückenflanke des Sprosses ähnliche Unterschiede, wie sie schon für den einseitig beleuchteten vertikalen *Ficus*-Stengel beschrieben wurde (s. S. 3 und Fig. 19, S. 51).

Der Einfluß des einseitigen Lichtes auf das Dickenwachstum des sehr starken heliostrophen *Ampelopsis*-Sprosses wurde wiederum derart zu ermitteln gesucht, daß derselbe in der für *Ficus pumila* angegebenen Weise (s. S. 10) von der Ventralseite her unilateral belichtet wurde.

Als nach 9 Wochen (15. Juni bis 21. August), in denen die Versuchspflanze 23 cm nicht torquierten Neuzuwachs gebildet hatte, die anatomische Untersuchung desselben vorgenommen wurde, zeigte sich, daß unter den neuen Beleuchtungsverhältnissen die Kambialtätigkeit des Sprosses so verändert worden war, daß nunmehr die im Experiment dunklere und früher gehemmte Rückenseite gefördert wurde. Dabei erstreckte sich die Umkehrung der Gewebeasymmetrie wiederum sowohl auf die Zahl der auf Ventral- und Dorsalflanke vorhandenen Holz- und Bastzellen als auch auf deren spezielle Ausbildungsweise.

In dem älteren Stengelteil, der bei Versuchsbeginn bereits ungleichmäßig in die Dicke gewachsen war und in dem auch eine Verlagerung des Markes nach der im Experiment helleren Bauchhälfte stattfand, mußten daher die vor und nach Versuchsbeginn ausgebildeten Zellen sich voneinander unterscheiden.

Wenn auch eine besondere Untersuchung nicht vorgenommen wurde, so kann doch aus der auffallend geringen anatomischen Dorsiventralität der frei von der Stütze herabhängenden Sproßstücke, die dann eine beträchtliche Beleuchtungsdifferenz auf gegenüberliegenden Flanken nicht aufweisen, geschlossen werden, daß auch in den Stengeln von *Ampelopsis radicantissima* unilaterales Licht nicht nur orientierend auf ihr exzentrisches Dickenwachstum einwirkt, sondern eine Bedingung für das Zustandekommen desselben ist.

Aus der Tatsache, daß horizontale oder auch gewaltsam gekrümmte Sprosse, je nachdem deren Ober- resp. Konvexseite heller

oder dunkler war als die gegenüberliegende Flanke, ähnliche Reaktionserfolge zeigten wie die unter gleichen Bedingungen wachsenden *Ficus*-Stengel (s. S. 29 ff.), muß gefolgert werden, daß auch die schiefe Lage und die Zwangskrümmung das Dickenwachstum der *Ampelopsis*-Triebe in ähnlicher Weise zu verändern bestrebt sind wie die unilaterale Beleuchtung.

Es sei noch hinzugefügt, daß man bei der von der Endknospe basalwärts fortschreitenden anatomischen Untersuchung eines der Natur entnommenen Sprosses von *Ampelopsis radicantissima*, in dem hakenförmig gekrümmten Teil besonders scharf ausgeprägt,

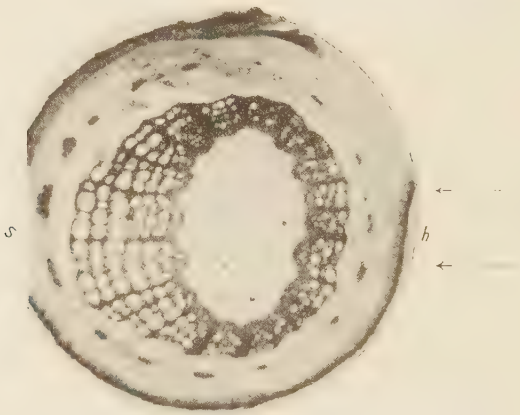

Fig. 18.

Querschnitt durch einen im ersten Jahre stehenden vertikalen Kletterspross von *Ampelopsis radicantissima*. Die Beleuchtungsrichtung ist durch die Pfeile angedeutet. Also *s* = die der Stütze zugekehrte dunklere, *h* = die ihr gegenüberliegende freie, hellere Stengelhälfte. Vergr. 16.

die Zellen des Rindenparenchyms und Kollenchyms auf der Konkav- und später helleren Rückenseite größer und dünnwandiger findet als ihr gegenüber. Außerdem lassen auch die Holz- und Bastzellen schon vor Ausbildung eines Kambiumringes die gleichen Unterschiede erkennen und sind ferner auf der Konkavflanke in größerer Zahl vorhanden. Dieselben Differenzen wie die Primärgewebe zeigen in gleicher Weise die durch die Kambialtätigkeit gebildeten Holz- und Bastzellen, die also zunächst auf der stärker beleuchteten Rückenseite in reicherer Menge entwickelt werden als auf der Ventralseite. Allmählich jedoch ändert sich die Lebhaftig-

keit der kambialen Teilungen dermaßen, daß nunmehr auf der Bauchseite mehr und dabei größere, dünnwandigere Holz-, aber größere und dickwandigere Bastzellen entstehen als ihr gegenüber, wodurch die exzentrische Verlagerung des Markes nach der Dorsalhälfte herbeigeführt wird. In dieser letztgenannten Weise wird das Dickenwachstum des Sprosses nun dauernd fortgesetzt. In bezug auf den Zeitpunkt der Verschiebung der Förderung von der Licht- nach der Schattenflanke war keine Konstanz festzustellen, sie trat gewöhnlich zwischen dem fünft- bis sechstjüngsten Internodium ein.

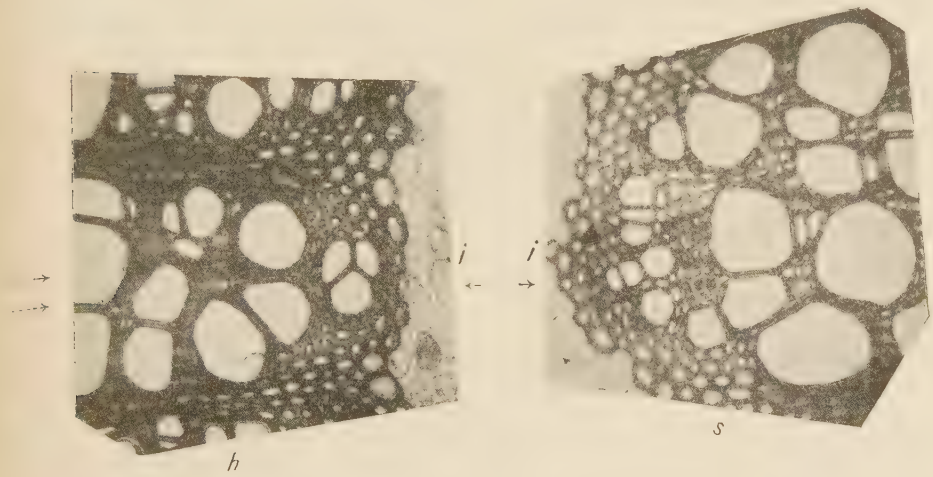

Fig. 19.

Teile des Holzkörpers eines der Natur entnommenen vertikalen Kletterssprosses von *Ampelopsis radicantissima*. Die Pfeile deuten die Beleuchtungsrichtung an. Also *h* = aus der belichteten, *s* = aus der gegenüberliegenden, der Stütze zugewandten, dunkleren Stengelhälfte. Die mit *i* bezeichneten ältesten Zellen in *h* größer als in *s*, während die übrigen Zellen von *h* und *s* sich gerade umgekehrt verhalten. Vergr. 135. Aus Fig. 18.

Die zunächst auftretende Förderung des Holzes und Bastes auf der helleren Rückenseite hängt wohl zusammen mit der hakenförmigen Krümmung der Sproßenden. Jener gebogene Stengelteil steht ja, in der Hauptkrümmungszone besonders intensiv, abgesehen vom kamptotrophen Reiz noch unter den Einflüssen der schiefen Lage und der differenten Beleuchtung, und zwar lösen alle drei Reize daselbst gleiche Reaktionsbestrebungen aus, d. h. sie suchen den Sproß innerhalb der Krümmungsregion auf der Konkavseite zu fördern. Darin aber, daß auch in dem jenseits der Krümmungszone gelegenen Stengelstück, das dem Lage- und Krümmungsreiz

nicht mehr, dem Lichtreiz aber in anderer Weise als vorher unterworfen ist, die Rückenflanke noch eine Zeitlang in ihrem Dickenwachstum einseitig bevorzugt wird, zeigt sich der nachwirkende Einfluß der ursprünglichen Induktion.

Soweit bei der schließlich erfolgenden Realisierung der negativen Phototrophie die Zellen der Bauch- und Rückenflanke ihre endgültige Ausbildung noch nicht vollzogen haben, werden sie im Sinne dieser Reaktion noch Veränderungen erfahren, andererseits werden sich auf beiden Seiten jene Zellen, die Änderungen nicht mehr erleiden konnten, von den übrigen derselben Flanke unterscheiden müssen. Aus diesem Grunde sind offenbar im Bild 19 *s*, das einen Ausschnitt aus dem Holzkörper der dunkleren Hälfte eines der Natur entnommenen vertikalen Klettersprosses darstellt, die ältesten ans Mark angrenzenden Holzzellen größer als die entsprechenden Zellen im Bild 19 *h*, welches einen Teil des Holzkörpers seiner Lichtflanke kopiert, während die übrigen Zellen in beiden Figuren sich ja gerade umgekehrt verhalten.

Begonia fagifolia.

Die Sprosse dieser mit Wurzeln an den Stützen emporkletternden Pflanze unterscheiden sich hinsichtlich ihres Dickenwachstums von allen bisher betrachteten Objekten dadurch, daß das Mark in ihnen exzentrisch nach der Bauchseite zu verlagert ist, daß also Holz und Bast auf der helleren Rückenflanke gefördert werden (s. Fig. 20). Dabei sind die Holzzellen auf der stärker in die Dicke wachsenden Seite durchschnittlich um die Hälfte größer als ihr gegenüber, während in bezug auf ihre Wanddicke, wie auch hinsichtlich der Größe und Membranstärke der an der äußeren Grenze des Phloems zu sichelförmigen Gruppen sich sammelnden Bastzellen eine konstante Differenz nicht zu erkennen war.

Die anatomische Untersuchung der umgekehrt, also von der Ventralflanke her beleuchteten Stengel ergab, daß in keinem Falle eine Änderung der bestehenden Dickenwachstumsverhältnisse eingetreten war; auch im Versuch förderte der Trieb die Rückenhälfte in der ursprünglichen Weise weiter. Dabei hatte in dem längstdauernden Experiment (13 Wochen, vom 22. April bis 6. August) die Pflanze 25 cm Neuzuwachs gebildet.

Daraus muß also gefolgert werden, daß, falls die Versuchsdauer nicht zu kurz und der nachwirkende Einfluß der ursprüng-

lichen Induktion noch nicht überwunden war (hat ja Kny[1]) z. B. eine Umkehrung der Anysophillie bei *Abies pectinata* erst $1^1/_2$ Jahr nach Anfang des Experiments nachweisen können) das exzentrische Dickenwachstum der vertikalen Kletterssprossen von *Begonia fagifolia* durch andere Faktoren bedingt wird als bei den bisher beschriebenen Pflanzen.

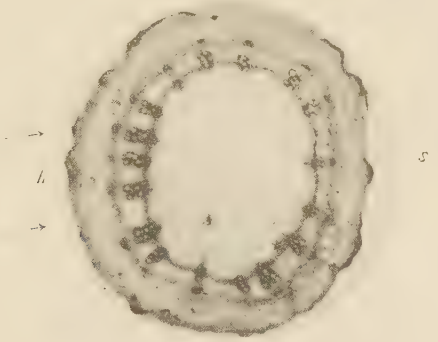

Fig. 20.

Querschnitt durch einen im ersten Jahre stehenden vertikalen Kletterspross von *Begonia fagifolia*. Die Beleuchtungsrichtung ist durch die Pfeile angedeutet. Also s = die der Stütze zugekehrte dunklere, h = die ihr gegenüberliegende freie, hellere Stengelhälfte. Vergr. 16.

Ricinus communis.

Alle bis jetzt untersuchten Pflanzen, deren Stengel unter der Einwirkung unilateraler Beleuchtung exzentrisches Dickenwachstum annahmen, waren ausschließlich Lianen, bei denen die reaktionsauslösende Lichtdifferenz schon von vornherein durch die Lebensweise gegeben ist und deren vegetative Triebe man in der Natur fast immer anatomisch dorsiventral findet.

Abschließend sollten noch die anatomisch radiären Vertikalsprosse einer nichtkletternden Pflanze der ungleichen Beleuchtung gegenüberliegender Seiten unterworfen und der Einfluß derselben auf ihre sekundäre Gewebebildung studiert werden.

Zu diesem Zwecke waren die aufrechten Stämmchen junger *Ricinus*-Pflanzen an einer geschwärzten, vertikalen Holzleiste auf-

1) Kny, Vortrag in der Wanderversammlung der botanischen Sektion der Schlesischen Gesellschaft auf dem Görlitzberg, 1873.

gebunden und dadurch eine verschiedene Beleuchtung der der Stütze anliegenden und ihrer Gegenflanke erzielt worden. Als nach 10 Wochen (8. Juni bis 17. August), in denen die Versuchspflanze 16 cm Neuzuwachs gebildet hatte, die anatomische Untersuchung vorgenommen wurde, ergab sie, daß im Sproß, und zwar sowohl im Zuwachs als auch im ganzen übrigen älteren Teil, eine exzentrische Verlagerung des Markes nach der dunkleren Seite, also eine Förderung des Holzes und Bastes auf der stärker beleuchteten Flanke stattgefunden hatte (s. Fig. 21). Dabei zeigten jene Gewebe schon vor Ausbildung eines Kambiumringes Differenzen, und zwar waren auf der der Stütze abgekehrten Seite mehr primäre Holz- und

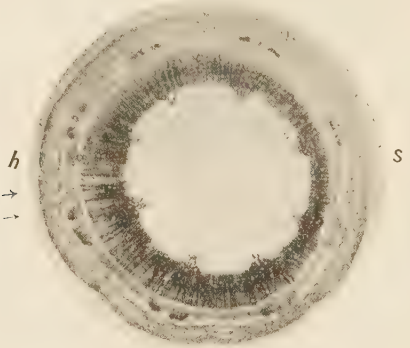

Fig. 21.
Querschnitt durch ein 14 Wochen altes, bei unilateralem Lichte gewachsenes Sproßstück von *Ricinus communis*. Die Pfeile deuten die Beleuchtungsrichtung an. Also s = die dunklere, h = die ihr gegenüberliegende hellere Hälfte des vertikalen Stengels. Vergr. 8.

Bastzellen vorhanden, die außerdem nur halb so groß, aber fast doppelt so dickwandig sich erwiesen als ihr gegenüber. Gleiche Unterschiede zeigten dann auch die sekundären Holz- und Bastzellen (s. Fig. 22 und 23). Jedoch traten die auf die Membranstärke bezüglichen Differenzen nur an den jüngeren Zellen so ausgeprägt in die Erscheinung, während sie mit zunehmendem Alter derselben geringer wurden, indem nach einigen Wochen auch die Zellwände jener Gewebe auf der dunkleren Flanke sich stark verdickten[1]).

1) Über die Unterschiede im Rindenparenchym und Kollenchym bei ähnlichen Versuchen siehe Bücher, a. a. O., S. 357.

Die Bastzellen sammelten sich an der äußeren Grenze des Phloems zu Gruppen, die auf der Schattenseite mehr tangential gestreckte Reihen darstellten, auf der Lichtflanke aber Sichelform annahmen.

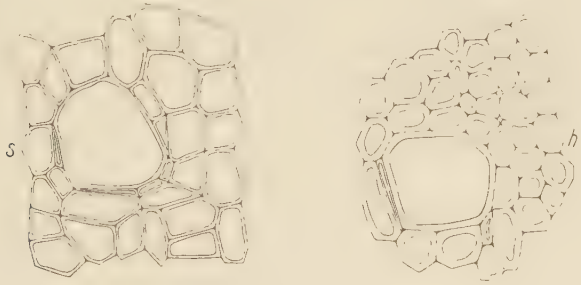

Fig. 22.
Teile des Holzkörpers eines bei unilateralem Licht erwachsenen, vertikalen *Ricinus*-Sprosses. *h* = aus der helleren, *s* = aus der ihr gegenüberliegenden dunkleren Stengelhälfte. Vergr. 215. Aus Fig. 21.

Aus vorstehenden Zeilen geht hervor, daß auch die Sprosse von *Ricinus communis*, wenn sie unilateral beleuchtet werden, exzentrisches Dickenwachstum annehmen, das wir als positive Phototrophie kennzeichnen werden.

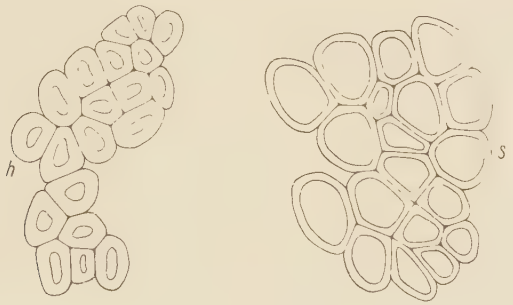

Fig. 23.
Bastbündel eines bei unilateralem Licht erwachsenen, vertikalen *Ricinus*-Sprosses. *h* = aus der helleren, *s* = aus der ihr gegenüberliegenden dunkleren Stengelhälfte. Vergr. 215. Aus Fig. 21.

Aus der positiven Phototrophie der *Ricinus*-Stengel und der stärkeren Entwicklung des Holzes und Bastes auf der dunkleren Flanke der übrigen Versuchssprossen müssen wir schließen, daß

bei den verschiedenen Pflanzen die Fähigkeit zur Realisierung heliotropher Reaktionen in spezifischer Weise ausgebildet ist[1]).

Die morphologische Dorsiventralität der Klettersprossen von *Ficus pumila*.

Die *Ficus*-Sprosse weisen neben ihrer anatomischen Dorsiventralität auch noch in morphologischer Hinsicht mancherlei Abweichungen von dem Typus des in jeder Beziehung radiären Stengels auf, und zwar bestehen diese in der Heterauxese der Luftwurzeln und deren Haare, in der Anisophyllie der Triebe und in der Asymmetrie der Einzelblätter. Wenn auch eine erschöpfende Untersuchung jener Wuchsformen nicht vorgenommen werden konnte, mögen doch die hierauf bezüglichen Studien und Beobachtungen mitgeteilt werden.

Die Heterauxese der Luftwurzeln.

Die Haftwurzeln, mit denen sich der Sproß von *Ficus pumila* an die Stütze anklammert, kommen normalerweise nur auf der dieser zugekehrten Flanke zur Ausbildung, wo sie dicht unterhalb der Knotenpunkte kurze, 2—4 mm lange Reihen bilden[2]). Es erhebt sich die Frage, ob diese unilaterale Bewurzelung, die man gemäß der von Weiße[3]) vorgeschlagenen Terminologie als Heterauxese bezeichnen kann, nach inneren Gesetzen zustandekommt, ob also dem Sproß diese morphologische Dorsiventralität in bestimmter, unabänderlicher Weise innewohnt, oder ob dieselbe unter dem Einflusse äußerer Bedingungen erreicht wird. Bezüglich des letzten Punktes ist zu bedenken, daß ja die Außenfaktoren (Licht, Feuchtigkeit, Berührung) auf Dorsal- und Ventralseite des Klettersprosses in verschiedenem Grade wirksam sind. Und es ist ferner aus der Literatur hinreichend bekannt, daß namentlich ein bestimmter Feuchtigkeitsgehalt des Mediums und die daselbst auftreffende

1) Exzentrisches Dickenwachstum wurde vom Verf. z. B. noch beobachtet an den vertikalen Klettersprossen von *Lyonsia straminea*, indessen wurde eine Untersuchung über die dieses veranlassenden Faktoren nicht vorgenommen.

2) Nur auf diese Wurzeln beziehen sich die folgenden Ausführungen. Über noch andere an den Sprossen auftretende Luftwurzeln siehe Massart, a. a. O., S. 57 ff.

3) Weiße, Zur Kenntnis der Anisophyllie von *Acer plantanoidea*. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1895, Bd. 13, S. 376; W. nennt jedes einseitig überwiegende Auswachsen oder Produzieren von Blättern, Wurzeln, Haaren usw. „Auxesis".

Lichtmenge insofern von großer Bedeutung für die Ausbildung der Wurzeln sind, als der erstere für ihr Wachstum unerläßlich ist, die letztere aber von einer gewissen Intensität ab dieselbe hemmt[1]). Von dieser ganz allgemein gültigen Regel weicht m. W. nur *Elodea canadensis* insofern ab, als das Licht hier nach Möbius[2]) die Ausbildung der Wurzeln bedingt. Um die etwaige Mitwirkung äußerer Faktoren bei dem Zustandekommen der einseitigen Bewurzelung der *Ficus*-Triebe zu ermitteln, wurden (vom April bis August) folgende Versuche angestellt:

Der vier Internodien umfassende Sproß einer Topfpflanze wurde so an einer geschwärzten, vertikalen Holzleiste aufgebunden, daß er dieser seine Dorsalseite zukehrte; die Pflanze wurde sodann in ein gewöhnliches, oben offenes Einmacheglas gestellt.

Eine zweite, gleichkräftige und gleichbehandelte Pflanze kam in ein gleiches Glasgefäß, dessen Boden aber zur Erzielung eines möglichst feuchten Raumes mit ständig naß gehaltenem Sand bedeckt und über dessen Öffnung eine flache Glasschale gestülpt war, ohne daß indes der Gasaustausch zwischen Kulturgefäß und Außenmedium nachteilig beeinträchtigt wurde.

Eine letzte Versuchsanordnung wich von der eben beschriebenen nur dadurch ab, daß der an der Stütze fixierte Stengel dieser seine Bauchhälfte zuwandte.

Die Pflanzen standen, mit ihren freien Flanken nach derselben Richtung schauend, nebeneinander in einem mäßig feucht gehaltenen Gewächshaus, und der während des Experiments gebildete Neuzuwachs wurde im gleichen Sinne wie der übrige Sproßteil an der Holzleiste aufgebunden.

Die Kontrolle der solchen Bedingungen unterworfenen Pflanzen ergab, daß die Sprosse der ersten und letzten Versuchsreihe fortfuhren, die Luftwurzeln ausschließlich auf der Ventralseite zu entwickeln (s. S. 59 ff.). Anders die Stengel im zweiten Experiment. Sie bildeten zwar auch im ersten bis mit dritten im Versuch entstandenen Internodium die Wurzeln allein auf der Bauchflanke,

1) Siehe hierzu: Richter, Über Reaktionen der Characeen auf äußere Einflüsse. Flora, Bd. 78, 1894, S. 406. — Czapek, Studien über die Wirkung äußerer Reizkräfte auf die Pflanzengestalt. Flora, Bd. 85, 1898, S. 424. — Vöchting, Regeneration und Polarität bei höheren Pflanzen. Bot. Ztg., Bd. 64, 1906, S. 101. — Yella Freund, Untersuchungen über Polarität bei Pflanzen. Flora, 1910, S. 290.

2) Möbius, Über einige an Wasserpflanzen beobachtete Reizerscheinungen. Biolog. Zentralbl., Bd. 15, 1895, S. 33.

also im früheren Sinne aus, in den folgenden Internodien aber entstanden sie auf der Dorsalseite. Allerdings war die Wurzelentwicklung nicht auf die Rückenseite beschränkt, sondern blieb zunächst (durch 4—5 Internodien hindurch) gleichzeitig auch auf der ursprünglichen Bauchseite erhalten, wobei allerdings die Wurzeln daselbst in ihrem Wachstum auffällig gegenüber denen der Rückenseite gehemmt waren (s. Fig. 24).[1]) In dem bei Versuchsbeginn bereits vorhandenen Sproßteil wurde eine solche Verschiebung der Wurzelbildung nicht beobachtet.

Fig. 24.
Der im Feuchtraum entstandene, mit seiner Rückenseite *n* an einer vertikalen Stütze aufgebundene Neuzuwachs eines Kletterstrosses von *Ficus pumila*. Das Bild zeigt das Auftreten von Luftwurzeln auch auf der Dorsalflanke *n*, daselbst sind dieselben ferner kräftiger entwickelt als ihr gegenüber. Die Blätter sind, da sie mit ihren Spreiten die Wurzeln der Dorsalhälfte bedecken, nicht mitgezeichnet worden. $^1/_2$ natürl. Größe.

Es sind also im eben beschriebenen Experiment auch auf der Rückenflanke des Sprosses die Luftwurzeln hervorgetreten, wo sie es normalerweise nie tun. Und da Versuchsanordnung 1 und 2 nur dadurch voneinander abweichen, daß bei letzterer die Pflanze sich in einem nahezu dampfgesättigten Raume befindet, so muß dieser gesteigerte Feuchtigkeitsgehalt der Atmosphäre offenbar bei der Entstehung der Wurzeln auf der Dorsalflanke jenes Sprosses beteiligt sein. Daß er aber nicht allein wirksam ist, lehrt Versuchsreihe 3, in der trotz gleichhoher Luftfeuchtigkeit eine Verschiebung der Wurzelbildung nicht stattfand. Neben dem Feuchtigkeitsgehalt des Mediums muß also auch die Beleuchtungsdifferenz für die Entwicklung der Wurzeln wesentlich sein; denn die Experimente 2 und 3 unterscheiden sich nur dadurch, daß im letzten Falle der Versuchssproß seine Dorsalseite dem Lichte zu-, im ersten Falle aber von ihm abkehrt.

Ob ferner auch eine Kontaktwirkung bei dem Auftreten der Wurzeln an der der Stütze anliegenden Seite mitbeteiligt ist, wurde nicht untersucht.

Jedenfalls geht aus vorstehenden Zeilen hervor, daß die unilaterale Bewurzelung der

1) Die Figuren 24—28 wurden von Herrn Dr. Weyland angefertigt, dem ich an dieser Stelle dafür meinen Dank ausspreche.

Stengel von *Ficus pumila* nicht, wie Massart[1]) glaubt, eine inhärente Eigenschaft derselben, sondern eine durch äußere Faktoren bedingte Erscheinung ist. In ähnlicher Weise wird ja auch bei den Klettertrieben von *Hedera helix* nach Sachs[2]) der Ort der Haftwurzelbildung allein bestimmt durch die Richtung des dieselben treffenden Lichtes.

Wenn auch die einseitige Ausbildung der Wurzeln unter der Einwirkung von Außenagentien zustandekommt, so folgt doch weiterhin aus den Versuchsreihen 1—3 (s. S. 57), daß, wenn dem Sproß die morphologische Dorsiventralität erst einmal in einer bestimmten Weise induziert ist, er die dieser entsprechende Anordnung der Wurzeln beizubehalten strebt, auch wenn schließlich jene wirksame Konstellation der äußeren Bedingungen, die die Dorsiventralität hervorrief, nicht mehr geboten ist. Dementsprechend sieht man im Versuch 1 (s. S. 57) die Luftwurzeln auch weiterhin auf der Ventralseite erscheinen und im Experiment 2 gleichzeitig auf Dorsal- und Gegenseite auftreten.

Daß auch auf die unilaterale Entwicklung der Luftwurzeln an den Klettersprossen von *Ficus scandens* und *Ficus barbata* äußere Faktoren (Feuchtigkeit und Dunkelheit) von bedingendem Einfluß sind, haben schon Massart[3]) und Bruhn[4]) dargetan. Erwähnt sei noch, daß an den Trieben von *Ficus barbata* die bewurzelte Region relativ lang ist und sich oft bis über die Mitte des Internodiums hinaus erstreckt, während sie bei den übrigen beschriebenen Feigenarten selten länger als 2—5 mm wird.

Haben die Versuche 1—3 auf S. 57 ff. gezeigt, daß das einseitige Auftreten der Luftwurzeln an den Klettersprossen von *Ficus pumila* unter dem Einflusse äußerer Einwirkungen erreicht wird, so lehren sie ferner, wie hier noch nachgetragen sein möge, daß auch deren Entwicklungsgang in hohem Grade von denselben Außeneinflüssen abhängig ist. Denn während die im ersten Versuch (s. S. 57) auftretenden Luftwurzeln nur eine geringe Länge (2—3 mm) erreichten, um dann bräunliche Färbung anzunehmen und abzusterben, erlangten sie auf der helleren Flanke des zweiten Versuchssprosses mindestens die vier- bis sechs- und auf deren Gegenseite

1) Massart, a. a. O., S. 53.

2) Sachs, Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie, 2. Aufl., S. 529.

3) Massart, a. a. O., S. 56.

4) Bruhn, Beiträge zur experimentellen Morphologie, zur Biologie und Anatomie der Luftwurzeln. Flora, Bd. 101, 1910, S. 98.

die acht- bis neunfache Länge, ehe sie ihr Wachstum aus gleichem Grunde einstellten. Licht und Trockenheit müssen demnach den frühen Tod der Wurzeln im Experiment 1 herbeigeführt haben.

Die Abhängigkeit der Entwicklung der Wurzeln von den Bedingungen der Außenwelt ist bereits von Ewart[1]) für die Haftwurzeln von *Vanilla aromatica* und von Bruhn[2]) für die mehrerer *Ficus*-Arten studiert und beschrieben worden. Da die von mir bei *Ficus pumila* angestellten Experimente den bereits von den genannten Forschern eingeschlagenen Methoden folgten, so erübrigt sich wohl eine besondere Schilderung derselben. Mitgeteilt sei nur, daß sie zu dem Ergebnis führten, daß der Sproß nicht in dem Sinne induziert ist, daß er an den Knotenstellen die Luftwurzeln nur als Haftwurzeln ausbildet. Die Wurzelanlagen sind vielmehr in bezug auf ihre Entwicklung zu Haft- oder Nährwurzeln äquipotentiell, und zwar wird der jeweilige besondere Entwicklungsgang von äußeren Faktoren, hauptsächlich dem Feuchtigkeitsgrade des Mediums und der sie treffenden Lichtmenge bestimmt, dergestalt, daß die Anlagen bei hoher Feuchtigkeit und Lichtabschluß zu Nährwurzeln, bei Trockenheit und Beleuchtung zu Haftwurzeln sich ausbilden. Die Haftwurzeln sind als Hemmungsbildungen aufzufassen. Nicht aber erfolgt die Differenzierung abhängig von inneren Dispositionen schon in der Anlage, wie dies nach Wildt[3]) bei Epiphyten allgemein der Fall sein soll. Allerdings geht die spezifische Induktion schon sehr früh vor sich, und demgemäß sieht man im Experiment nur diejenigen Luftwürzelchen zu Nährwurzeln auswachsen, die bei Versuchsbeginn sehr klein sind und ihre volle Plastizität noch haben.

Ist, wie eben dargetan wurde, ein möglichst wasserdampfgesättigtes Medium für eine kräftige Entwicklung der Luftwurzeln bei den untersuchten *Ficus*-Arten notwendig, so kommt dem direkten Kontakt der Sprosse mit flüssigem Wasser eine solche Wirkung nicht zu. Wenigstens bildeten die auf S. 34 ff. beschriebenen, in Wasser kultivierten Stengel von *Ficus pumila* nur wenige Würzelchen aus, die selten länger als 4—7 mm wurden. Direkte Berührung mit Wasser wirkte also bei jenen Versuchen direkt hemmend

1) Ewart, On Contact Irritability Annales du jardin Bot. de Buitenzorg, Vol. XV, p. 187.

2) Bruhn, a. a. O.

3) Wildt, Über die experimentelle Erzeugung von Festigungselementen in Wurzeln und deren Ausbildung in verschiedenen Nährböden. Dissertation, Bonn 1906.

auf die Wurzelbildung ein, was übrigens von Vöchting[1]) und Freund[2]) an anderen Pflanzen schon beobachtet wurde.

Es sei noch erwähnt, daß an den Luftwurzeln von *Ficus pumila*, *Ficus scandens* und *Ficus barbata* die Wurzelhaare vorzüglich auf der der Stütze zugekehrten Flanke auftreten. Daß auch diese Erscheinung durch den Einfluß äußerer Faktoren bedingt wird und zwar dadurch, daß die auf der freien Wurzelflanke vorhandene geringere Feuchtigkeit vor allem das Auftreten der Haare daselbst hindert, geht daraus hervor, daß die im nahezu dampfgesättigten Raume erwachsenen Wurzeln (s. S. 57 ff.) ringsum starke Behaarung aufwiesen.

Nach Untersuchungen, die auch Frank Schwarz[3]), Ewart[4]) und Went[5]) über denselben Gegenstand bei anderen Pflanzenwurzeln anstellten, können auch das Licht und der Kontakt, und zwar ersteres hemmend, der letztere aber fördernd auf das Wachstum der Wurzelhaare einwirken. Es ist möglich, daß jene Agentien auch in unserem Falle mit von Einfluß sind auf die Haarbildung, doch wurden Versuche hierüber nicht vorgenommen.

Nachgetragen sei noch, daß die Wurzelhaare der untersuchten *Ficus*-Arten vielfach die schon von Frank Schwarz[6]) beschriebenen und auch abgebildeten knieförmigen Krümmungen, ferner die geschlängelten oder spiralig gedrehten oder auch blasig aufgetriebenen Formen zeigten.

Die Blattasymmetrie.

Die Klettersprosse von *Ficus pumila* tragen die wechselständigen Blätter in zwei Zeilen an den Seitenflanken. Die Spreiten sind so orientiert, daß sie mit dem Sproß (über dessen heliotropisches Verhalten siehe S. 17) in eine Ebene zu liegen kommen, wobei die morphologische Oberseite des Blattes mit der Dorsal-, die Unterseite mit der Ventralflanke des Stengels nach derselben Richtung schaut. Die schief herzförmig gestalteten Spreiten sind

1) Vöchting, a. a. O., S. 116 ff.

2) Freund, a. a. O., S. 307.

3) Frank Schwarz, Die Wurzelhaare der Pflanzen. Unters. a. d. bot. Inst. zu Tübingen, Bd. I, 1883, S. 142.

4) Ewart, a. a. O., S. 237.

5) Went, a. a. O., S. 10.

6) Frank Schwarz, a. a. O., S. 183 u. 184.

asymmetrisch und zwar ist bei der eben geschilderten Orientierung derselben die der Endknospe zugewandte Blatthälfte kleiner, während die andere größere Hälfte etwa 3 mm weiter am Blattstiel herabläuft (s. Fig. 25).

Nach Wiesner[1]) und Goebel[2]) handelt es sich bei den aus bereits asymmetrischen Anlagen hervorgehenden Blättern von *Ficus pumila* um eine von den Bedingungen der Außenwelt unabhängige Erscheinung.

Und es sei gleich erwähnt, daß es auch Verf. nicht gelang, eine Umkehrung oder auch nur eine als unzweifelhafte Folge der gebotenen Versuchsbedingungen auftretende Abänderung der Asymmetrie zu erzielen. Die Blätter behielten die ungleiche Spreitenausbildung in der ursprünglichen Weise bei, ob auch der Sproß noch so lange Zeit (in einzelnen Versuchen bis zur Bildung von 25—30 neuen Internodien) umgekehrt zu früher, also von der Bauchseite her beleuchtet, oder ob er in Inversstellung, mit dem basalen Ende zenitwärts gekehrt, gebracht wurde. Desgleichen trat eine Anderung in der Blattform auch dann nicht ein, wenn die Pflanze mit ihren jüngeren Internodien lichtdicht in einen Dunkelzylinder geleitet und so lokal dem Lichte völlig entzogen wurde. Licht und Schwerkraft, Faktoren, die in anderen Fällen als erkennbare Bedingungen der Blattasymmetrie festgestellt worden waren[3]), führten in unseren Versuchen eine Änderung in der Blattausbildung nicht herbei.

Fig. 25.
Sproßstück von *Ficus pumila*, deutlich die Asymmetrie der zweizeilig angeordneten Blätter zeigend. $^1/_2$ natürl. Größe.

Es sei noch hinzugefügt, daß auch die Bewegung des Blattstieles von *Ficus pumila*, mittels deren die Spreite in die oben

1) Wiesner, Untersuchungen über den Einfluß der Lage auf die Gestalt der Pflanzenorgane. Sitzungsber. d. math.-naturw. Klasse d. K. Akad. d. Wiss. zu Wien, C I. Bd., Abt. I, Jahrg. 1892, S. 675.

2) Goebel, Organographie der Pflanzen, 1898, S. 136.

3) Nordhausen, Untersuchungen über die Asymmetrie von Laubblättern höherer Pflanzen nebst Bemerkungen zur Anisophyllie. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVII, 1902, S. 12. — Němec, Die Symmetrieverhältnisse und Wachstumsrichtungen einiger Laubmoose. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLIII, 1906, S. 501.

gekennzeichnete Orientierung direkt übergeführt wird, unabhängig von Außeneinflüssen erfolgte; denn auch an den von der Bauchseite her beleuchteten Sprossen gelangten die neu gebildeten Blätter zunächst in jene Lage, um erst hierauf ihre morphologische Oberseite dadurch, daß sich die Blattstiele entsprechend krümmten, oder auch durch Torsion derselben senkrecht zum stärksten diffusen Licht zu stellen. Selbst nachdem ein solcher Stengel bereits 18 Blätter unter den neuen Lichtverhältnissen entwickelt hatte, konnte an den folgenden immer noch diese doppelte Bewegung der Spreiten festgestellt werden.

Verf. möchte sich daher den Anschauungen Wiesners[1]) und Goebels[2]) anschließen, nach denen die von der anatomischen Dorsiventralität der Sprosse unabhängige Blattasymmetrie[3]) bei *Ficus pumila* durch die Einwirkung äußerer Faktoren im Experiment nicht abgeändert werden kann.

Dies schließt allerdings nicht die Möglichkeit aus, daß jene Blattform ursprünglich einmal in der Individualentwicklung unter dem Einflusse gewisser Außenagentien zustandekam; sie hätte dann im Laufe der phylogenetischen Entwicklung im Organismus so festen Fuß gefaßt, daß schon die Anlage asymmetrischen Charakter angenommen hat. Und da ferner bei *Ficus pumila*, wie auch den meisten anderen wurzelkletternden Pflanzen die asymmetrischen Blätter nur an den vegetativen Sprossen ausgebildet werden, während die frei in die Luft ragenden orthotropen, fertilen Sprosse symmetrische Blätter tragen, so ist es wohl möglich, daß die ungleichmäßige Spreitenentwicklung eine primär in Verbindung mit der kletternden Lebensweise des vegetativen Stengels entstandene Anpassungserscheinung darstellt[4]); und nach Schenk[5]) und Kerner von Marilaun[6]) vermag jene Blattbildung der Pflanze in der Tat manche Vorteile zu gewähren.

---

1) Wiesner, a. a. O., 1892, S. 675.

2) Goebel, a. a. O., S. 136 ff.

3) Über die anatomische Dorsiventralität der Sprossen als Ursache der Asymmetrie der an ihnen vorhandenen Blätter siehe Goebel, Archegoniatenstudien. Flora, Bd. 96, 1906, S. 1. Ferner Gentner, Untersuchungen über Anisophyllie und Blattasymmetrie. Flora, Bd. 49, 1909, S. 289. — Boshart, Beiträge zur Kenntnis der Blattasymmetrie und Exotrophie. Flora, 1911, S. 91. — Über Widersprüche in der Arbeit des letzteren siehe Figdor, Das Anisophyllie-Phänomen bei Vertretern des Genus Strobilanthes Blume. Ber. d. D. Bot. Gesell., Bd. 29, 1911, S. 549.

4) Siehe auch Goebel, a. a. O.

5) Schenk, a. a. O., Teil I, S. 98.

6) Kerner von Marilaun, Pflanzenleben, Bd. I, S. 404, 1898.

Leider konnte Verf. Samen von *Ficus pumila* nirgends erhalten, so daß anfänglich geplante Untersuchungen mit aus Samen gezogenen Pflanzen nicht vorgenommen werden konnten. Sie jedenfalls müssen Aufschluß geben, ob und inwieweit die Keimpflanzen vielleicht ein anderes physiologisches Reaktionsvermögen und im Zusammenhang damit auch einen ganz anderen Habitus aufweisen, als das dorsiventrale Individuum, ob also auch die ersten Laubblätter hinsichtlich ihrer Form und Stellung bereits gleiche Verhältnisse wie am Klettersproß zeigen, oder ob die Keimpflanze in jeder Beziehung radiäre Ausbildung besitzt. Im letzten Falle muß dann noch eine Untersuchung vorgenommen werden, wieweit es gelingt, bei allseits gleichmäßig angreifenden äußeren Einflüssen die radiäre Wuchsform der Pflanze zu erhalten, und ob ein nicht erkennbarer innerer Grund oder ein Außenfaktor den Anstoß gibt zum Übergang vom radiären zum dorsiventralen Habitus.

Ähnliche Studien sind schon an anderen Pflanzen gemacht worden. So fand Rosenvinge[1]) bei *Begonia Schmidtii* und *Begonia Frankonis* die Keimpflanzen radiär; durch Licht oder Schwerkraft wurde aber denselben eine bestimmt orientierte dorsiventrale Gestaltung aufgedrängt, die sich dann, wenn sie erst einmal vorhanden war, als völlig inhärent erwies.

Weiterhin erhielt auch Figdor[2]) aus Samen von *Strobilanthes*, die von der Keimung an unter allseitig gleichmäßigen Licht- und Schwerewirkungen gehalten wurden, durchaus aufrecht wachsende, isophyll beblätterte Sprosse, was ihm mit unter denselben Bedingungen erzogenen Stecklingen nie gelang.

Wenn dann fernerhin die fertilen Zweige von *Ficus pumila* wiederum in jeder Hinsicht völlig radiäre Wuchsform zeigen[3]), so läßt sich diese Änderung in dem formativen Wachstum offenbar nicht auf äußere Faktoren allein zurückführen; und insofern solche überhaupt mitbedingend wirken, muß doch primär die physiologische Reaktionsfähigkeit von der Pflanze geändert werden; denn bisher ist es nicht gelungen, an Vegetativsprossen von *Ficus pumila* die asymmetrische Blattform zum Verschwinden zu bringen.

Eine solche in der Pflanze selbst begründete Änderung der physiologischen Reaktionsfähigkeit liegt zweifellos auch bei den von

1) Rosenvinge, Influence des agents extérieurs sur l'organisation polaire et dorsiventrale des plantes. Revue générale de Bot., 1889, Bd. I, p. 53.

2) Figdor, a. a. O., 1911.

3) Massart, a. a. O., S. 36, Anm. 1.

Clark[1]) untersuchten und in seinen Experimenten morphologisch radiär werdenden Commelinaceen vor, denn die radiäre Gestaltung trat nur dann ein, wenn die zu Versuchen benutzten Stecklinge der Mutterpflanze zu einer Zeit entnommen wurden, da sich diese im blühbaren Zustand befand.

Bei *Ficus scandens* und *Ficus barbata* kommt die Blattasymmetrie nur sehr schwach zum Ausdruck. Auch insofern weichen sie von *Ficus pumila* ab, als von ihnen die für *Ficus pumila* charakteristische Spreitenorientierung nur unter dem Einflusse stark einseitigen, die Rückenseite des Sprosses treffenden Lichtes erreicht wird, während die Blätter horizontal gerichtet sind, wenn die Beleuchtungsdifferenz auf Ventral- und Dorsalflanke nur gering ist.

Die Anisophyllie der Sprosse.

Als Anisophyllie bezeichnet man seit Wiesner[2]) die Ungleichblättrigkeit der Sprosse infolge der Lage, wobei der Begriff Lage wiederum im weitesten Sinne (s. S. 17) zu nehmen ist. Die Anisophyllie äußert sich darin, daß meist die auf der räumlich unteren Seite schrägorientierter Stengel befindlichen Blätter größer und die Blattstiele länger und dicker sind als die ihr gegenüber. Es kann auch der umgekehrte Fall eintreten, doch sind Beispiele dafür bis jetzt weniger bekannt[3]).

Das Anisophylliephänomen wurde 1868 von Frank[4]), Hofmeister[5]) und Wiesner[6]) gleichzeitig entdeckt[7]) und ist seitdem von diesen und vielen anderen Forschern eingehend studiert worden. Ohne auf die zahlreichen Arbeiten einzugehen, seien neben den Entdeckern der Anisophyllie als erfolgreiche Forscher nur dem Namen

---

1) Clark, Beiträge zur Morphologie der Commelinaceen. Flora, Bd. 93, 1904, S. 483.

2) Wiesner, Beobachtungen über den Einfluß der Erdschwere auf Größen- und Formverhältnisse der Blätter. Sitzungsber. d. math.-naturw. Klasse d. K. Akad. d. Wiss. zu Wien, 1868, Bd. 58, S. 369.

3) Goebel, Bot. Ztg., Bd. 38, 1880, S. 839.

4) Frank, Über die Einwirkung der Gravitation auf das Wachstum einiger Pflanzenteile. Bot. Ztg., 1868, S. 873.

5) Hofmeister, Allgemeine Morphologie der Gewächse, 1868, S. 606.

6) Wiesner, a. a. O., 1868, S. 369.

7) Nach Goebel (Organographie der Pflanzen, 1898, S. 85) hat schon Spencer (Die Prinzipien der Biologie, Bd. II, 1865, S. 38) einen plagiotropen, ungleichblätterigen Sproß beschrieben und diese Erscheinung mit dem Einfluß äußerer Faktoren in Zusammenhang gebracht.

nach Kny[1]), Rosenvinge[2]), Goebel[3]), Küster[4]), Czapek[5]) und vor allem Figdor[6]) genannt, welch letzterer neben vielen eigenen Untersuchungen auch eine erschöpfende Darstellung aller bisherigen Studien über jenes Phänomen gibt. Als zusammenfassendes Ergebnis der bislang erzielten Resultate sei mitgeteilt, daß die Anisophyllie sowohl nach inneren Gesetzen, als auch unter dem Einfluß äußerer Faktoren (Licht, Schwerkraft, ungleiche Befeuchtung der Assimilationsorgane durch atmosphärische Niederschläge, ungleiche Transpirations- und Assimilationsbedingungen, korrelative Transpiration) zustandekommen kann.

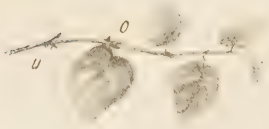

Fig. 26.
Stück eines an der Wand des Gewächshauses in horizontaler Richtung kletternden, anisophyllen Sprosses von *Ficus pumila*. *u* = die nach unten, *o* = die zenitwärts schauende Stengelhälfte. $^1/_2$ natürl. Größe.

Für die schiefgerichteten Sprosse von *Ficus pumila*, *Ficus barbata* und *Ficus scandens*, bei denen sich die Anisophyllie darin

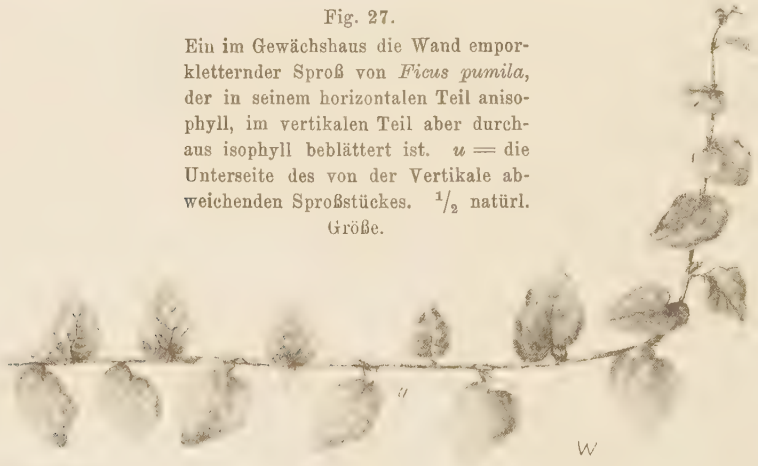

Fig. 27.
Ein im Gewächshaus die Wand emporkletternder Sproß von *Ficus pumila*, der in seinem horizontalen Teil anisophyll, im vertikalen Teil aber durchaus isophyll beblättert ist. *u* = die Unterseite des von der Vertikale abweichenden Sproßstückes. $^1/_2$ natürl. Größe.

1) Kny, Bot. Ztg., 1873, S. 433.

2) Rosenvinge, a. a. O.

3) Goebel, Organographie der Pflanzen, 1898, S. 93 ff., ferner S. 217; auch Flora, Bd. 96, 1906, S. 1 ff.: Beiträge zur Kenntnis australischer und neuseeländischer Bryophyten.

4) Küster, Beobachtungen über Regenerationserscheinungen an Pflanzen. Beihefte z. bot. Zentralbl., Bd. 14, 1903, S. 316 und Bd. 15, 1903, S. 421.

5) Czapek, Beobachtungen an tropischen Windepflanzen. Annales du jardin bot. de Buitenzorg, 1909, p. 40.

6) Figdor, Die Erscheinung der Anisophyllie. Eine morphologisch-physiologische Studie. Leipzig und Wien 1909.

äußert, daß die auf der physikalischen Unterflanke stehenden Blätter und Blattstiele größer sind als ihr gegenüber (s. Fig. 26—28), ergibt sich der paratonische Charakter dieser Erscheinung schon aus der Tatsache, daß die die Wände der Gewächshäuser bedeckenden Stengel nur soweit anisophyll sind, als sie eine plagiotrope Orientierung besitzen, während sie auf beiden Flanken durchaus gleichgroße Blätter und Blattstiele tragen, wenn die Sprosse aus der schiefen in die vertikale Lage übergehen (s. Fig. 27).

Fig. 28.
Teil eines an der Wand des Gewächshauses in horizontaler Richtung kletternden Sprosses von *Ficus scandens*. *u* = die nach unten, *o* = die zenitwärts schauende Stengelhälfte. $^1/_2$ natürl. Größe.

Ist damit auch die Anisophyllie bei obigen Feigenarten als in der Individualentwicklung unter dem Einfluß von Außenagentien zustandekommend gekennzeichnet, so bleibt noch zu untersuchen, welcher Art die bei der Schiefstellung der Sprosse wirksamen Faktoren sind.

Auch darüber, inwieweit vielleicht die bei horizontaler Stengelorientierung auftretende anatomische Förderung der nadirwärts gekehrten Seitenflanke, sofern diese weniger intensiv beleuchtet wird als die gegenüberliegende Hälfte, mit von Einfluß ist auf das kräftigere Wachstum der daselbst befindlichen Blätter, können keine weiteren Angaben gemacht werden.

Zusammenstellung der Hauptresultate.

Den vorliegenden Untersuchungen entnehmen wir folgende wichtigeren Punkte:

1. Die anatomische Dorsiventralität der Kletterssprosse von *Ficus pumila*, *Ficus scandens* und *Ficus barbata* äußert sich erstens darin, daß auf der der Stütze zugekehrten Stengelseite mehr Holz- und Bastzellen entstehen als ihr gegenüber. Ferner sind auf der Bauchflanke die Holzzellen größer und dünnwandiger, die Bastzellen aber größer und dickwandiger als auf der Rückenseite. Diese anatomische Dorsiventralität ist paratonischer Natur; sie wird erreicht unter dem Einflusse einer als Reizanstoß wirkenden, auf Dorsal- und Ventralflanke vorhandenen Beleuchtungsdifferenz. Bei allseits gleichmäßig angreifenden Lichtwirkungen werden die Vertikalstengel in anatomischer Hinsicht vollständig radiär.

2. Der zwischen der Bauchseite der Klettertriebe jener Feigenpflanzen und der Stütze vorhandene Kontakt ist, abgesehen von seiner rein mechanischen Wirkung, ohne Einfluß auf das Zustandekommen des exzentrischen Dickenwachstums.

3. Eine Transmission des die asymmetrische Gewebebildung in den Vertikalsprossen veranlassenden Reizes nach ungereizten Zonen und eine auch dort stattfindende Auslösung einer gleichen Reaktion, kommt in den *Ficus*-Stengeln nicht zustande.

4. Wie das unilaterale Licht, so realisiert auch die horizontale Lage allein in den Feigensprossen die asymmetrische Gewebebildung. Dabei entspricht die erdwärts schauende Hälfte der der Stütze zugekehrten Seite des einseitig beleuchteten Vertikalsprosses.

5. Auch unter dem Einflusse der Zwangskrümmung wächst der Sproß der oben verzeichneten *Ficus*-Arten innerhalb der gekrümmten Zone exzentrisch in die Dicke, wobei die Konkavseite der der Stütze anliegenden Flanke des ungleichmäßig beleuchteten vertikalen Klettertriebes entspricht. Indessen werden hier, wie auch in dem in horizontaler Lage wachsenden Stengel die Differenzen in der Gewebeausbildung der beiden antagonistischen Seiten nie so beträchtlich wie in einem einseitig beleuchteten Vertikalsproß.

6. Ist ein Feigensproß gleichzeitig dem Einflusse sowohl der unilateralen Beleuchtung als auch der horizontalen Lage und der gewaltsamen Krümmung unterworfen und lösen alle drei Reize gleichsinnige Reaktionsbestrebungen aus, so tritt die anatomische

Dorsiventralität stärker in die Erscheinung als unter einer gleichlangen Einwirkung eines einzigen Reizes; es tritt also eine Reizsummation ein.

7. Sind das geotrophe oder das kamptotrophe Reaktionsbestreben oder auch beide zusammen dem heliotrophen entgegengerichtet, ist also die der Stütze anliegende Stengelflanke zugleich physikalische Ober- oder Konvex- oder auch konvexe Oberseite, so kommt es zu einer Förderung des Holzes und Bastes auf der weniger intensiv beleuchteten Hälfte. Dabei weist die sich schwächer gestaltende Exzentrizität wie auch die spezifische, vom gleichaltrigen, unilateral beleuchteten Vertikalsproß abweichende Ausgestaltung der auf der gehemmten und ihrer Gegenflanke vorhandenen Holz- und Bastzellen darauf hin, daß dieser Erfolg einen kombinierten Reizeffekt darstellt.

8. Daß die Ausbildung von Sklerenchymzellen in der Rinde der Klettersprosse der untersuchten Feigenarten vorzüglich auf deren Dorsalflanke stattfindet, hängt offenbar mit den auf der freien Rücken- und ihrer Gegenseite ungleichen Feuchtigkeitsverhältnissen zusammen; die beträchtliche Feuchtigkeit auf der der Stütze anliegenden Hälfte läßt nämlich die sklerenchymatischen Elemente daselbst nicht zur ansehnlichen Entwicklung kommen.

9. Wie den Sprossen von *Ficus pumila*, *Ficus scandens* und *Ficus barbata*, so drängt auch ihren Luftwurzeln die unilaterale Beleuchtung oder auch die horizontale Lage und die gewaltsame Krümmung exzentrisches Dickenwachstum auf.

10. Asymmetrisches Dickenwachstum ruft die einseitige Beleuchtung ferner hervor in den Klettertrieben von *Hedera helix*, *Cissus antarctica*, *Ampelopsis radicantissima* und in den Sprossen von *Ricinus communis*. Dabei wird unter dem Einflusse der obigen Bedingung bei *Ricinus communis* die hellere, bei den anderen Pflanzen aber die dunklere Stengelhälfte in bezug auf Holz und Bast gefördert. Aus einer Mitteilung Knys (s. S. 48) folgt, daß auch in den Stämmchen von *Arctostaphylos uva ursi* unilaterales Licht ungleichmäßiges Dickenwachstum als Reaktion auslöst.

11. Die an den Klettersprossen der untersuchten Feigenarten zu beobachtende Lokalisierung der dicht unterhalb der Nodi stattfindenden Luftwurzelbildung auf die Bauchseite wird unter dem Einflusse äußerer Einwirkungen erreicht. Licht und Trockenheit sind es vor allem, die das Auftreten der Luftwurzeln auf der freien Dorsalflanke verhindern. Dieselben Außenfaktoren sind fernerhin

von großem Einfluß auf den besonderen Entwicklungsgang jener Luftwurzeln, dergestalt, daß deren Anlagen bei hohem Feuchtigkeitsgehalt des Mediums und Lichtabschluß zu Nährwurzeln, bei Trockenheit und Beleuchtung zu Haftwurzeln sich ausbilden.

12. Auch die einseitige Behaarung der eben erwähnten, der Stütze anliegenden Luftwurzeln ist eine von Außenbedingungen abhängige Erscheinung. Die auf der freien Wurzelhälfte herrschende Trockenheit ist es besonders, die das Auftreten der Haare daselbst nicht zuläßt.

13. Die Blattasymmetrie bei *Ficus pumila* zeigt inhärenten Charakter. Es ist nicht gelungen, sie im Experiment umzukehren, oder auch nur eine als zweifellose Folge der gebotenen Versuchsbedingungen auftretende Abänderung derselben zu erzielen.

14. Die Anisophyllie der Sprosse von *Ficus pumila*, *Ficus scandens* und *Ficus barbata* ist paratonischen Charakters; sie kommt erst in der Individualentwicklung unter der Einwirkung von Außenfaktoren zustande.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden im Botanischen Institut der Universität Leipzig ausgeführt. Es drängt mich, an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimen Rat Professor Dr. Pfeffer für die Anregung zu dieser Arbeit und für die wohlwollende Unterstützung, die er mir ständig hat zuteil werden lassen, meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Ebenso bin ich zu Dank verpflichtet Herrn Privatdozent Dr. Buder und Herrn Professor Dr. Miehe.

Lebenslauf.

Ich, Paul Otto Trülzsch, ev.-luth., wurde am 7. Januar 1889 zu Reichenbach im Vgtl. als Sohn des Fabrikanten Otto Trülzsch geboren. Meinen ersten Unterricht genoß ich in der Bürgerschule meiner Vaterstadt. Von 1899 bis 1905 besuchte ich die Realschule meines Heimatsortes und von 1905 ab die Oberrealschule zu Weißenfels a./S. Letztere verließ ich Ostern 1908 mit dem Zeugnis der Reife. Im Sommersemester 1908 widmete ich mich an der Universität Marburg a./L. dem Studium der neueren Sprachen. Im folgenden Wintersemester siedelte ich nach Leipzig über, um dort die begonnenen Studien fortzusetzen. Von Ostern 1909 ab studierte ich in Leipzig Naturwissenschaften und besuchte die Vorlesungen und Praktika der Herren Pfeffer, Chun, Correns, Miehe, Buder, Woltereck, Wagner, Wiener, Hantzsch, Rinne, Wundt, Barth, Jungmann.